Überreicht vom Verf.

PLASMASTRUKTUR UND -BEWEGUNG

BEI

PROTOZOEN UND PFLANZENZELLEN.

VON

DR. KARL CAMILLO SCHNEIDER,

A. Ö. PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT WIEN.

(MIT 4 TAFELN.)

AUSGEGEBEN AM 15. OKTOBER 1905.

WIEN 1905.

ALFRED HÖLDER,

K. U. K. HOF- UND UNIVERSITÄTS-BUCHHÄNDLER,

I., ROTENTURMSTRASZE 13.



PLASMASTRUKTUR UND -BEWEGUNG

BEI

PROTOZOEN UND PFLANZENZELLEN.

VON

DR. KARL CAMILLO SCHNEIDER,

A. Ö. PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT WIEN.

(MIT 4 TAFELN.)

AUSGEGEBEN AM 15. OKTOBER 1905.

WIEN 1905.

ALFRED HÖLDER,

K. U. K. HOF- UND UNIVERSITÄTS-BUCHHÄNDLER,

I., ROTENTURMSTRASZE 13.

(Separat-Abdruck aus den Arbeiten der Zoolog. Institute. Tom. XVI. Heft 1.)

Plasmastruktur und -bewegung bei Protozoen und Pflanzenzellen.

Von

Dr. Karl Camillo Schneider,

a. ö. Professor an der Universität Wien.

(Mit 4 Tafeln.)

Vorwort.

Nachdem ich mich lange und eingehend mit der Zellstruktur der Metazoen beschäftigt, lockte es mich, auch das Protozoen- und Pflanzenplasma genauer kennen zu lernen. Hier war ja günstige Gelegenheit zur Untersuchung lebenden Materials geboten, ein Vorzug, der bei den Metazoenzellen meist schmerzlich vermißt wird; hier durfte auch erwartet werden, möglichst einfache Verhältnisse zu finden, wenigstens bei den Amöben, die ja an der Wurzel des Organismenreiches stehen. Hier war ferner der klassische Fundort „wabigen“ Plasmas, denn wenn man eine Arbeit über Protozoen liest, so begegnet man keiner Wendung häufiger und sicherer als der: „das Plasma zeigte wabige Struktur“. Ich bin ein überzeugter Gegner der „Schaumstruktur“ bei Metazoenzellen, wie ich ja bereits 1891, vor allem aber 1902 in meiner Histologie und 1903 im Vitalismus dargelegt habe. Auch für die Protozoen und Pflanzen habe ich niemals an eine Schaumstruktur glauben können, wollte aber diesem Glauben endlich eine solide Basis verschaffen oder ihn eventuell über Bord werfen, und so machte ich mich denn im Herbst letzten Jahres an die Arbeit. Ich gestehe offen, daß ich nicht erwartete, zur Bütschlischen Lehre bekehrt zu werden; und in der Tat ist dies auch nicht eingetreten. Aber in einem Punkte sind meine Anschauungen doch abgeändert worden: ich überzeugte mich, daß ein formbeständiges Gerüst in Zellen ganz fehlen kann. Bei den Amöben fehlt jede Spur eines fädigen Gerüsts oder kommt doch nur in ganz vereinzelten Fällen vor (falls sich gewisse Angaben bewahrheiten sollten). Bei anderen Protozoen ist ein Linom dagegen vorhanden und bei vielen bereits intra vitam mit voller Sicherheit nachweisbar. Mir erscheinen die Befunde, die ich mitzuteilen habe,

auch für das Verständnis der Metazoenzellen nicht unwichtig; sie sind mir aber auch in anderer Hinsicht noch wichtig, da sie mich in meinem vitalistischen Standpunkte bestärkten. Ich muß all die Oberflächenspannungs- und Quellungstheorien als unzulängliche ablehnen; nichts scheint mir nach meinen Beobachtungen gesicherter als die Existenz einer „lebenden Substanz" im Sinne meines Vitalismus, in der eine vitale Energie lenkend in den materiellen Energiestrom eingreift. Die vitale Energie ist keine Entelechie, kein geistiges Agens, wie DRIESCH glaubt, dessen Definitionen ich nach wie vor ablehnen muß; sie ist vielmehr aufs innigste an den Stoff gebunden, zu dessen chemischem Umsatz sie ebenso in bestimmter Beziehung steht wie andere Energien, d. h. bestimmte chemische Vorgänge können sich im Organismus nur unter Beteiligung vitaler Energie abspielen, vergleichsweise wie andere chemische Vorgänge anderorts sich nur unter Mitwirkung physikalischer Energie vollziehen. Wie durch letztere zugleich die Richtung des chemischen Umsatzes mit bestimmt wird, so auch durch die vitale Energie, die somit im Stoffwechsel des Organismus am auffälligsten als Lenkung erscheint, wenn darin auch ihr Wesen bei weitem nicht erschöpfend zum Ausdruck kommt. Von dieser vitalen Lenkung ist die geistige, die unter ganz anderen Bedingungen sich äußert, scharf zu unterscheiden (siehe meinen Artikel: Vitalismus, im Biologischen Zentralblatt, Bd. 25, Nr. 11, 1905).

Mit Absicht habe ich meinen vitalistischen Standpunkt (siehe den Schlußparagraphen) gleich im Vorwort zum Ausdruck gebracht, weil ich der Ansicht bin, daß gar nicht scharf und eindringlich genug gegen das mechanistische Dogma Stellung genommen werden kann. Es wird endlich einmal Zeit, daß man an die Beurteilung der Lebensvorgänge unvoreingenommen, mit unbefangener Wertschätzung der Probleme, die doch so offenkundig von allen Problemen der anorganischen Welt sich unterscheiden, herantritt. Wer sich mit gewissen unwesentlichen Analogien der vitalen Vorgänge zu materiellen Prozessen zufrieden gibt und in ihrer Feststellung glaubt, die Rätsel des Lebens gelöst zu haben, der hat meiner Ansicht nach die Probleme überhaupt nicht erfaßt. Jedenfalls sehe ich immer deutlicher ein, wie weit die Kluft ist, die Lebendiges vom Leblosen trennt.

Meine Arbeit gliedert sich in vier Teile, deren erster die Foraminiferen, Radiolarien und Heliozoen (Linodromen), deren zweiter die Gymnamöben und Thekamöben (Hyalodromen), deren

dritter die Infusorien, Gregarinen und Metaphyten behandelt, während der vierte eine Kritik der vorliegenden Struktur- und Bewegungstheorien des Plasmas und meine eigenen theoretischen Anschauungen bringt. Von jeder der erwähnten Gruppen wurden ein oder mehrere bzw. eine größere Zahl von Vertretern untersucht.

Wien, am 14. März 1905.

Inhaltsverzeichnis.

I. ABSCHNITT.

Linodroma.

Die Wahl der Bezeichnung Linodroma wird näher im folgenden Abschnitt § 9 begründet werden. Ich fasse unter Linodromen die Foraminiferen, Radiolarien und Heliozoen zusammen, also jene Protozoengruppen, die man mit den nackten und beschalten Amöben zu den Rhizopoden vereinigt. Die Amöben kommen im folgenden Abschnitt (Hyalodroma) zur Besprechung. Unter den Linodromen seien hier wieder die Foraminiferen und Radiolarien als Reticulosa (Retikulaten) zusammengefaßt und von den Heliozoen, die unter *B* berücksichtigt werden, unterschieden. Ich beginne mit den Reticulosen, weil sie meiner Ansicht nach ein ausgezeichnetes Objekt zur Einführung in das Studium der Bewegungserscheinungen sind. Erwähnt sei allerdings, daß die eigentliche Ursache der Linombewegung, deren Eigentümlichkeit in diesem Abschnitt beschrieben wird, in dieser Arbeit überhaupt nicht eingehend (nur nebenbei in § 20) Erörterung findet, hier vielmehr nur die Hyalombewegung ausführlich behandelt wird. Über die Bewegung geformter Strukturen (Zilien, Geißeln, Gerüstfäden, Polstrahlen, Myoneme, Muskelfasern) soll eine spätere Arbeit handeln.

A. Filopodien der Reticulosa.

§ 1. Filar- und Perifilarsubstanz.

Ich leite die Betrachtung mit Darstellung der Pseudopodien von *Polystomella striata* ein, die ich eingehend zu studieren Gelegenheit hatte. Andere Foraminiferen, mit Ausnahme von *Hyalopus dujardini*, der im § 2 berücksichtigt wird, standen mir leider nicht zur Verfügung, doch schließen sie sich, wie aus der Literatur hervorgeht, aufs engste an Polystomella an, so daß, was hier ausgesagt wird, vollinhaltlich auch für sie gelten dürfte. Von Radiolarien untersuchte ich gut (in Flemmingscher Flüssigkeit) konserviertes Material von *Thalassicolla nucleata* aus Neapel, das meine Befunde an Polystomella durchaus bestätigte.

Die aus der Schale durch die zahllosen Pylome (Schalenporen) hindurch austretenden Filopodien der *Polystomella striata* (Fig. 1) sind sämtlich von gleicher, sehr geringer Stärke und erreichen eine bedeutende Länge (bis zu 1 *mm* und mehr). Sie wachsen als feine Stäbchen (Fäden) starr und frei ins Wasser hinein, wenden sich nach verschiedenen Richtungen hin, werden zum Teil winklig,

manchmal unter fast rechtem Winkel abgebogen und legen sich meist in größerer Zahl zu platten Strängen zusammen, die mit irgend einem Stützpunkt am freien Ende verkleben. An der Berührungsstelle ändern die Stränge gewöhnlich wesentlich ihre Beschaffenheit. Während in ihnen die Podien völlig gestreckt, leicht gegeneinander konvergierend verlaufen, sieht man nun in Verlängerung des Stranges nur relativ wenige gestreckte Podien oder Podienbündel, die weiter wachsen oder im Wasser umhertasten, gleichsam Anschluß an andere Ausbreitungsbezirke suchend; im allgemeinen lösen sich vielmehr die Strangfäden in ein Netzwerk auf, das seine Form ununterbrochen ändert. Solche Netze treten auch in Verbindung mit benachbarten Netzbildungen, kurzum, es ergeben sich die mannigfaltigsten Bilder, wie sie ja schon von zahlreichen Autoren, vor allem von M. Schultze, ausführlich geschildert wurden.

An den Netzen (Fig. 1*a* und *b*) beobachtet man Fäden von außerordentlicher Dünne, die jedoch, trotz ihrer Fähigkeit, sich zu krümmen, gelegentlich auch sich zu schlängeln, ebenso starr erscheinen wie die Filopodien selbst. Liegen die Netze direkt am Deckglas an, so lassen sich bei Anwendung stärkster Vergrößerungen (hom. Immersion $^1/_{12}$, Kompensationsokulare 8, 12 und 18) folgende wichtige Befunde feststellen.

Die Fäden unterschreiten niemals eine bestimmte minimale Dicke. Die dünnsten Fäden seien Elementarfäden genannt; sie spielen bei der Netzbildung die Hauptrolle. Die Elementarfäden sind von einem äußerst dünnen Flüssigkeitshäutchen überzogen, das als Perifilarsubstanz bezeichnet werden soll. An freien Fäden unterscheidet man dies Häutchen (in dem die Körnchen sich bewegen) nicht mit Sicherheit, man bekommt es aber oft an Gablungsstellen der Filipodien als schwimmhautartige Querverbindung, vor allem schön aber an manchen engen Netzstellen zu Gesicht, wo es sich flächenhaft zwischen den Fäden ausbreitet und die Netzmaschen ausfüllt (Fig. 1*c* und *d*). In diesen zarten Häutchen sind die Elementarfäden zwar minder deutlich als im freien Zustand, doch immer noch mit Sicherheit zu unterscheiden. Man sieht auch, wie sich das Häutchen am Rand, dort wo ein Faden austritt, an diesem spitz auszieht, woraus ohne weiteres auf die flüssige Umkleidung der Fäden geschlossen werden kann (siehe auch bei Körnchenströmung).

Die erwähnten Schwimmhäute, die sich an beliebigen Unterlagen entwickeln und ihnen fest aufliegen, waren bereits M. Schultze (1863) bekannt, doch unterschied er die eigentlichen Fäden nicht,

die bis jetzt überhaupt nicht genau erkannt wurden. Man kann Fäden und Perifilarsubstanz aber auch an den freien Netzmaschen und feinsten Pseudopodien gesondert zur Darstellung bringen, wenn ein Tier mit ausgebreiteten Podien durch heißes Sublimat überrascht und abgetötet wird. Dann erscheinen die Netze im allgemeinen gar nicht verändert, an jedem Netzfaden unterscheidet man aber eine feine fädige Achse, der kleinste Granula in dichter Folge anhaften (Fig. 1*f*). Diese Granula haben nichts mit den an den lebenden Podien zirkulierenden Körnchen zu tun, die sich viel spärlicher verteilen und auch am konservierten Material erhalten sind; sie repräsentieren vielmehr geronnene Perifilarsubstanz, wie ein Blick auf die gleichfalls erhaltenen schwimmhautartigen Ausbreitungen lehrt. Die gesamte Perifilarsubstanz gerinnt bei Konservierung fein granulär.

Bütschlis Schilderung (1892) der Foraminiferenpseudopodien weicht von der meinen wesentlich ab, insofern er an den Schwimmhäuten eine wabige Struktur gesehen hat. Sowohl am lebenden Objekt (Miliolide) als auch am konservierten *(Discorbina)* findet Bütschli, und auch Schaudinn bei *Calcituba*, ein Maschenwerk, in dem er gesonderte Fäden nicht unterscheidet. Die Annahme eines Maschenwerks am konservierten Materiale ist mir durchaus verständlich, da die bei der Fixierung granulär gerinnende Perifilarsubstanz eine maschige Struktur sehr leicht vortäuschen und wohl auch annehmen kann (siehe über diesen Punkt näheres in § 5). Am lebenden Material sah ich dagegen nie auch die geringste Andeutung solcher Struktur, vielmehr ist die Perifilarsubstanz bei Polystomella durchaus homogen; die Bütschlische Angabe wäre mir nur verständlich, wenn bei Miliola feine Granulationen auch intra vitam (neben den Körnchen) sich nachweisen ließen (siehe darüber § 10). Auch an den stärkeren Podien soll nach Bütschli eine faserig-maschige Struktur hervortreten, doch auch hier konnte ich nur von der Fibrillierung etwas sehen, Maschen waren nirgends nachweisbar, werden höchstens durch die Körnchen oder durch Überkreuzungen der Fäden vorgetäuscht.

Bütschli neigt der Annahme einer festen Pseudopodienachse, ähnlich der an den Heliozoenpodien, zu und schreibt die maschige Struktur der umgebenden fließenden Substanz zu, die auch an den feinsten Pseudopodien strukturiert und zur Bildung von zarten Vorsprüngen, Höckern und Varikositäten befähigt sein soll. Letzterem stimme ich zu (siehe darüber auch in § 3), die Strukturangabe muß ich jedoch zurückweisen. Betreffs der Existenz einer festen Achse lauten die Angaben anderer Autoren verschieden. Bereits M. Schultze

nahm für die Pseudopodien der Milioliden eine festere Achsensubstanz an, die aber nicht scharf von der umgebenden flüssigen Rindenschicht gesondert sein sollte. Auch SCHAUDINN spricht bei *Myxotheca arenilega* nur von einer zäheren Achse, die sich in den Weichkörper fortsetzt. Während LANKESTER für *Chlamydomyxa montana* die feste Beschaffenheit der Podienachse als sehr wahrscheinlich angibt und annimmt, daß die überaus feinen Podien bei Zusammenlegung mit anderen nicht ihre Individualität einbüßen, ihre Achsen sich also dauernd gesondert erhalten, neigt PENARD, der dieselbe Form untersuchte, mehr der Ansicht zu, daß den zäheren Achsen keine dauernde Selbständigkeit zukommt, weil die Pseudopodien an jeder beliebigen Stelle sich verzweigen und auch an Trümmern des Weichkörpers überall entstehen können. Nach meinen Befunden ist an der Präformation der Elementarfäden nicht zu zweifeln und die LANKESTERsche Ansicht richtig. Die Netzbildung und Verzweigung der Podien läßt sich mit diesem Befunde unschwer vereinigen. Ein Zweig oder überhaupt ein Podium wird überall dort entstehen können, wo ein freies Ende eines Elementarfadens gegeben ist. Da nun gar kein Grund vorliegt, annehmen zu müssen, daß die in einem Podium oder Podienstrang gegebenen Elementarfäden gleich lang sind, bzw. gleich weit hervorragen, so kann an jeder beliebigen Stelle ein Zweig gewissermaßen aus dem Podium herauswachsen, ohne daß bei solcher Gelegenheit erst die Bildung eines Achsenfadens eintreten müßte. Wenn man in den Podien auch die einzelnen Achsenfäden (Elementarfäden) intra vitam nicht unterscheiden kann, so spricht doch gegen ihre Neubildung schon die ganze Art der Podienverschmelzung. Man sieht die in beliebiger Richtung sich verlängernden Fäden bei Berührung mit anderen sich winklig umbiegen, an diese sich anlegen, sie unter Umständen wieder verlassen, wobei sich die gegenseitige Berührung ganz lösen kann. Die Verbindung wird hier, ebenso wie bei den häufigen Fadenüberkreuzungen, allein durch die Perifilarsubstanz vermittelt. Übrigens können engere Netzmaschen auch von kürzeren Fadenstücken, die isoliert oder in Plasmaanhäufungen an den Podien, zugleich mit deren Körnern, nur langsamer als diese, entlang gleiten, gebildet werden (siehe in § 3). Schließlich ist zu betonen, daß, so winklig auch der Verlauf der Netzmaschen sein mag, doch im allgemeinen die Hauptrichtung der Maschenfäden mit der Längsachse der Podienstränge, von denen die Netzbildung ausgeht, zusammenfällt.

Wäre der Achsenfaden nicht präformiert, so müßte das freie Ende der Podien sein Bildungspunkt sein und hier unter dem Ein-

fluß des umgebenden Wassers zuströmendes Plasma verdichtet werden. Das wird ja auch von Verworn (1892) und Jensen (1902) angenommen. Verworn brachte die Körnchenströmung zur Bildung der Filopodien in Beziehung. Am wachsenden Filopodium soll sie nur zentrifugal, am sich kontrahierenden nur zentripetal verlaufen. Die durch die Strömung zum wachsenden Podienende zugeführte plasmatische Substanz soll am Ende, das leicht kolbig verdickt ist. liegen bleiben und zur Verlängerung des Podiums Verwendung finden; umgekehrt wird bei der Kontraktion die Plasmasubstanz des Podiums durch die zentripetale Strömung dem Weichkörper zugeführt. Diese Angaben sind vollkommen hinfällig. Schon M. Schultze gab an, daß an sich retrahierenden Podien die zentrifugale Strömung andauert; man kann sich aber auch leicht überzeugen, daß auch am wachsenden Pseudopodium und, wenn es noch so kurz ist, bereits zentripetale Strömung statthat. Die Körnchenströmung ist von den Formveränderungen der Podien vollkommen unabhängig. Beobachtet man den Endabschnitt eines ins Wasser langsam oder relativ schnell vorschießenden Filopodiums oder Elementarfadens, so sieht man an ihm die Körner in gleicher Weise entlang gleiten wie anderorts. Sie laufen bis ans Ende, stocken hier, rasten gelegentlich einige Zeit oder kehren gleich wieder um; auch Plasmaklümpchen können sich am Ende ansammeln, sind für dieses aber durchaus nicht charakteristisch. Das Ende kann durchaus rein fädig sein (gegen M. Schultze). Aus den Beobachtungen erhellt völlig klar, daß die Ursache der Filopodienbildung nicht am Podienende zu suchen ist, vielmehr wird das Podium gewissermaßen aus dem Weichkörper mitsamt den anhaftenden Körnern herausgeschoben. (Näheres über die mögliche Ursache der Filopodienbildung kann in dieser Arbeit nicht ausgesagt werden.)

Die Formveränderungen der Fäden (Knickung, Biegung, Schlängelung) sind sehr mannigfaltige; auch leichte Schwingung ist, z. B. für *Chlamydomyxa* (Penard), angegeben worden. Deutliche Schlängelungen beobachtet man an Strängen, die sich vom Stützpunkt abgelöst haben; sie erscheinen als Beginn der Kontraktion. In Ausstreckung begriffene Podien sind nie geschlängelt, nur winklig gekrümmt. Für gewöhnlich sind alle Formveränderungen langsame. etwas reger nur an Tieren, deren Gehäuse zerquetscht wurde, so daß die Beziehung zum Weichkörper aufgehoben ist. Die Podien können jetzt nicht mehr eingezogen werden und es entwickeln sich aus ihnen immer dichtere Netze, die schließlich so engmaschig wer-

den, daß sich ein Bild ergibt, das mit dem bekannten typischen Strukturbild des Plasmas übereinstimmt. Auch dieser Befund ist von Wichtigkeit. Er lehrt, wie anscheinend netzige Gerüste durch mannigfache Aneinanderlagerung von Elementarfäden entstehen können. Wer gewohnt ist, solche Gerüste wabig zu sehen, wird hier den schönsten Wabenbau, den doch die Genese ganz ausschließt, entdecken können. Dabei lebt das Fadenwerk noch und die Maschen ändern in jedem Augenblick ihre Form (siehe hierzu die Mitteilungen über das Pflanzenplasma in Abschnitt 3, § 16). Auch in den Plasmatropfen, die beim Absterben der Pseudopodien leicht entstehen, unterscheidet man die gerüstigen Einlagerungen, die sich von den Elementarfäden ableiten; von einer wabigen Struktur, vor allem von einem Alveolarsaum kann nicht die Rede sein (gegen Bütschli).

Eine höchst willkommene Ergänzung erhielten meine Befunde an Polystomella durch Befunde an konservierten Radiolarien (*Thalassicolla nucleata*). Während ich von den Polystomellapseudopodien an Schnitten keine günstigen Bilder erhielt, zeigten Schnitte durch Thalassicollapodien, die mit Eisenhämatoxylin behandelt waren (Fig. 3 *a*, *b*, *c*), aufs deutlichste fädige und auch kräftig fibrilläre Strukturen. Fäden und Fibrillen waren an den geschrumpften Pseudopodien in mehr oder weniger enge Windungen gelegt. Sie setzten sich auch in den Weichkörper hinein fort (siehe darüber in § 5) und, da hier die derben Fibrillen allmählich verschwanden, so glaube ich nicht zu irren, wenn ich annehme, daß sie weiter nichts sind als Verklebungen von Elementarfäden, wie es ja auch für die Achsenstäbe der Heliozoen (§ 4) gilt. — Soweit ich urteilen kann, schließen sich meine Befunde aufs beste an die vorzüglichen Mitteilungen R. Hertwigs über die Radiolarienstrukturen an.

§ 2. *Hyalopus dujardini.*

Die von Polystomella mitgeteilten Befunde dürften, soweit ich der Literatur entnehme, für alle Foraminiferen Geltung haben. Eine scheinbare Ausnahme macht nur *Hyalopus dujardini*, eine Foraminiferenform, die früher mit *Gromia oviformis* und anderen Spezies derselben Gattung vereinigt und als *G. dujardini* bezeichnet wurde. Erst Schaudinn (1894) erhob sie auf Grund des bemerkenswerten Verhaltens ihrer Pseudopodien zum Repräsentanten einer besonderen Gattung: *Hyalopus*. Ihre wesentlichen Charaktere sind folgende. Die relativ dicken Pseudopodien zeigen vollkommen hyaline Beschaffenheit, Mangel der Körnchenströmung und sehr geringe Neigung zur Netzbildung. Sie verfließen leicht zu dicken, rundlichen

oder platten Stämmen, die sich verästeln, an Unterlagen zu breiten Schwimmhäuten abplatten und sowohl von diesen wie im übrigen Verlaufe kürzere Fortsätze in fiedriger, geweihartiger, äußerst wechselnder Verzweigung abgeben, wodurch sie oft wie mit verzweigten Dornen dicht besetzt erscheinen. Sowohl die dicken Stämme wie die feineren Pseudopodien vermögen sich zu krümmen und bei beginnender Kontraktion in Windungen zu legen, doch sind alle Bewegungen von auffallender Langsamkeit. Irgend welche fibrilläre, wabige oder körnige Strukturen sind an den ausgestreckten und sich ausstreckenden Pseudopodien nirgens wahrzunehmen. Anastomosen sah ich gar nicht selten.

Erst bei Kontraktion treten Strukturen hervor, die von Bütschli (1892) und Verworn (1896) geschildert wurden. Im sich schlängelnden Pseudopodium sehen beide Autoren Wabenstrukturen hervortreten, die auch dem konservierten Materiale zukommen. Bütschli betont auch einen pelliculaartigen Grenzsaum an den Podien und darunter einen hellen Rand, der ihn auf die Existenz eines Alveolarsaumes schließen läßt. Verworn erwähnt vom sich kontrahierenden Pseudopodium ein Höckrigwerden, dem sich bei heftiger Reizung ein körniger Zerfall anschließt. Das Auftreten von Granulationen am lebenden Material wird auch von Bütschli angegeben, aber nur als Übergang zum Sichtbarwerden einer Netzstruktur gedeutet.

Nach meinen Erfahrungen kommen folgende Veränderungen vor. Das Podium verliert an Glanz und entwickelt leistenartige Vorsprünge von oft regelmäßig spiraligem Verlaufe um eine dünne Achse (Fig. 2*a*) oder Lamelle, zu der es zusammenschrumpft. Je weiter die Kontraktion fortschreitet, um so dichter winden sich die Leisten auf und springen zugleich um so stärker vor. In anderen Fällen verändert das Podium seine Form nicht wesentlich, es treten aber nischenartige Vertiefungen an seiner Oberfläche auf, die ihm ein wabiges Aussehen verleihen (Fig. 2*b*), wobei die Größe der Nischen beträchtliche Differenzen aufweist. Zu echter Wabenbildung im Innern der Podialsubstanz kann es auch kommen, doch geht diese ohne scharfe Grenze in die oberflächliche Nischenbildung über. In allen Fällen handelt es sich um Verdrängung einer flüssigen Substanz, die sich tropfig lokal am Pseudopodium ansammelt, während im übrigen Bereich eine festere Substanz, oft nur in sehr geringer Menge, zurückbleibt, die jenen Leisten und Wabenwänden im Verein mit Resten der Flüssigkeit zugrunde liegt. Es wird bei der Kontraktion eine feste Gerüstsubstanz von an-

haftender zäher Flüssigkeit entkleidet. Schreitet dieser Vorgang weiter fort, was häufig beobachtet wird, so nehmen die stark reliefierten, flüssigkeitsarmen Abschnitte der Podien mehr und mehr den Charakter eines von stark gewundenen Fäden gebildeten Gerüstwerkes an. Gelegentlich kann sich auch die Waben- und Nischenbildung am äußerlich unveränderten Pseudopodium zur Bildung streifiger oder maschiger Gerüste steigern (Fig. 2*c*); erst bei stärkerer Kontraktion geht dann die regelmäßige Kontur des Podiums verloren.

Somit ist die Homogenität der gestreckten Hyalopuspseudopodien nur eine scheinbare und, ebenso wie bei allen anderen Retikulaten, auch hier zwischen einem fädigen Gerüst und einer Perifilarsubstanz zu unterscheiden. Diese letztere ist allerdings weit zähflüssiger als sonst und im optischen Verhalten dem Fadenwerk gleich, so daß erst durch Trennung beider Substanzen bei der Kontraktion das Gerüst deutlich hervortritt. Die Zähflüssigkeit muß auch als Ursache für den Mangel einer Körnchenströmung gelten, denn im Weichkörper finden sich, wie bei allen Retikulaten, Körnchen in großer Menge vor. Weiterhin ist von der Perifilarsubstanz anzugeben, daß sie große Neigung zu granulärer Gerinnung besitzt. Schon auf einen leichten Druckreiz hin kann man in manchen tropfigen Varikositäten der Podien oder in den oft weit ausgedehnten schwimmhautartigen Verbreiterungen Granulationen auftreten sehen, zwischen denen auch helle Vakuolen sichtbar werden. Bei Fixierung gerinnen die Podien augenblicklich granulär (Fig. 2*d*). Ob nun das Auftreten von Granulationen auf Reiz hin auch eine Absterbeerscheinung ist, konnte ich nicht mit Bestimmtheit entscheiden. Gewisse Beobachtungen sprachen dafür, daß die Reizgerinnsel wieder verschwinden können, also nicht den Tod, sondern nur eine vorübergehende Verdichtung in der Perifilarsubstanz andeuten. Wir hätten anzunehmen, daß der Perifilarsubstanz eine submikroskopische granuläre Struktur zugrunde liegt, die einerseitz durch Reiz, andrerseits durch Reagentienwirkung vergröbert und derart zu einer mikroskopisch wahrnehmbaren umgewandelt werden kann (siehe hierzu im folgenden Abschnitt § 11).

An gut fixiertem Materiale erhält man über die Gerüststruktur der Pseudopodien den sichersten Aufschluß. Fig. 2*d* und *e* stellen Schnitte durch mit Formol-Salpetersäure fixiertes Material dar, an denen man folgende Strukturen unterscheidet. Zunächst ist ein zarter, homogener Grenzsaum zu erwähnen, der, wie ja auch Bütschli angibt, schon am lebenden Podium hervortreten kann

und nichts als eine Verdichtung der Perifilarsubstanz vorstellt (siehe in Abschnitt 2 Näheres). Ferner erkennt man fibrilläre Strukturen, die oft überraschend deutlich als dicke, gewundene, schwarze (dunkelblaue) Linien hervortreten und durchaus an die entsprechenden Strukturen der Radiolarien (*Thalassicolla*, Schluß von § 1) erinnern. Außerdem findet sich noch die bereits erwähnte Granulation, die ein Ausfällungsprodukt der so reich entwickelten, lokal sich stauenden Perifilarsubstanz ist. Oft ordnen sich die Granula reihig, so daß es den Anschein hat, als würden sie von zarten Gerüstfäden getragen; indessen erklärt sich diese Erscheinung wohl zumeist durch Verklebung der Granula (Gerinnselbildung). Es können auf diese Weise auch netzige Gerinnsel entstehen, von einem echten Wabenwerke war aber an den Schnitten nirgends etwas zu sehen. Gröbere Vakuolen können auftreten, sie sind auf Entmischungen zurückzuführen.

Am Munde des Gehäuses findet sich, bei Pseudopodienentwicklung, eine eigenartige, fächergleich ausgebreitete Plasmamasse, aus der einerseits die Pseudopodien entspringen, die andrerseits in den Weichkörper innerhalb der Schale übergeht. Sie ist auch intra vitam deutlich fasrig — nicht maschig-fasrig, wie BÜTSCHLI angibt — struiert und läßt am konservierten Materiale gleichfalls zumeist zarte Fibrillen und Fäden erkennen, die innerhalb einer teils homogenen, teils granulären, durch Entmischung auch grobvakuolären Perifilarsubstanz verlaufen und in die Gerüstelemente der Pseudopodien übergehen (Fig. 2*f*). Über den Weichkörper siehe in § 5.

Ich nehme nun durchaus nicht an, daß allen Pseudopodienteilen von *Hyalopus* ein Gerüst zugrunde liegt. Vielmehr spricht mir das Aussehen und Verhalten vieler, vor allem kürzerer Verzweigungen dafür, daß sie wesensidentisch mit den Pseudopodien der nackten und beschalten Amöben, die im nächsten Abschnitt als Hyalopodien beschrieben werden, sind. Insofern eben intra vitam alle Podien bei Hyalopus homogen erscheinen, fällt natürlich die scharfe Abgrenzung gerüsthaltiger und gerüstfreier Teile schwer, ist bzw. ganz unmöglich. Jedenfalls wird es aber eine solche Abgrenzung geben; aus den Schnitten ist sie allerdings auch nicht zu entnehmen. Mir scheint, daß Hyalopus in Hinsicht auf die Pseudopodien als ein Mittelglied zwischen den Amöben und Foraminiferen aufgefaßt werden kann. Siehe Weiteres darüber in § 9.

§ 3. Körnchenströmung.

Längs der Filopodien bewegen sich kleine Körnchen in rascher, durchschnittlich gleichmäßig schneller Strömung. Daß sie an den

dünnen Podien und Netzmaschen den Fäden aufliegen, nicht vollständig in deren Masse eingesenkt sind, wurde bereits von M. Schultze konstatiert. Sie rutschen in der Perifilarsubstanz entlang und sind bald über, bald unter, bald seitlich an den Fäden nachweisbar; ein und dasselbe Korn kann sich spiral um den Faden herum bewegen. Aus der Perifilarsubstanz fallen die Körnchen nur beim Absterben des Pseudopodiums gelegentlich heraus und zeigen dann Molekularbewegung. Auch von den Fäden im engeren Sinne, d. h. von der Achsensubstanz der Filopodien, emanzipieren sie sich nur ungern und gleiten an den schwimmhautartigen Ausbreitungen der Podien meist längs der auch hier erkennbaren Fäden hin. Doch sieht man sie gelegentlich auch auf den homogenen Zwischenflächen, ja manchmal sammeln sie sich hier sogar in großer Zahl an, so daß solche Schwimmhaut wie gekörnt erscheint.

Die Lokomotion der Körnchen ist im allgemeinen eine stetige, fließende und die Bewegungsgeschwindigkeit durchschnittlich eine und dieselbe für alle. Doch überholt gar nicht selten ein Korn das andere oder verlangsamt seinen Lauf, hält beziehentlich ganz inne, um nach kurzer Zeit wieder in derselben oder in entgegengesetzter Richtung weiter zu gleiten. Sich begegnende Körnchen eilen ohne Stockung aneinander vorüber oder sie stoßen direkt aufeinander, halten dann inne und manchmal folgt nun das eine Korn dem andern. Wo sie in Menge zusammentreffen, wie an den Enden stumpf auslaufender Podienstränge, sieht man sie nach allen Richtungen durcheinander schießen; das erinnert täuschend an das Schäumen einer Wassermasse, die zu kochen beginnt, mit ihrem Durcheinander von Luftblasen.

Die hier gegebene Schilderung, die sich ganz an M. Schultzes Beschreibungen anlehnt, paßt für die Körnchenbewegung aller Retikulosen, ist nur bei den verschiedenen Formen bald langsamer, bald schneller. Für die Radiolarien hat Haeckel (1862) ein gleiches Verhalten dargestellt. Wie bekannt, schließen sich auch die Heliozoen im allgemeinen an, nur ist hier die Menge der Körnchen meist gering und die Lokomotionsgeschwindigkeit eine recht langsame, zuweilen überhaupt nicht mit Sicherheit nachweisbar. Die Größe der Körner unterliegt, ebenso wie die Bewegungsgeschwindigkeit, ansehnlichen Schwankungen. Bei *Polystomella* sind sie zum Teil außerordentlich klein und von kugliger oder ellipsoider Form. *Gromia oviformis* (M. Schultze) hat relativ große Körner, besonders ansehnlich sind sie aber bei *Chlamydomyxa*, wo Penard (1904) auch Formwechsel für sie angibt. Während sie an der Basis des Filo-

podiums, noch im Weichkörper, rund sein und stark glänzen sollen, erscheinen sie an den Podien spindelförmig und matter. PENARD nimmt ferner an, daß sie durch Verdichtung aus flüssigem Plasma entstehen.

Neben den Körnchen kommen in gleicher Bewegung auch kurze Stäbchen oder Fädchen vor, die bald mit einem Ende, bald der Länge nach den Podien anliegen (Fig. 1 *e*) und an ihnen fast ebenso lebhaft wie die Körnchen entlang gleiten. Sie erscheinen oft an den Enden leicht geschwellt; ihre Länge wechselt sehr. Gewöhnlich sieht man sie zu mehreren beisammen und dann in Gesellschaft mit Körnchen, so daß Plasmaklumpen von recht wechselnder Form, die sich an den Fäden verschieben, entstehen. Nicht selten gleichen diese Klumpen Varikositäten des Fadens, einfachen Schwellungen seiner Substanz. Verfolgt man sie aber einige Zeit, so sieht man sie auch in seitlicher Lage am Faden, woraus hervorgeht, daß sie diesem nur an-, nicht eingelagert sind. Ihre glatte Außenkontur ergibt sich aus der Anwesenheit der Perifilarsubstanz.

Für die Entscheidung der Frage nach der Ursache der Körnchenbewegung kommt das Verhalten lebloser Körner in Betracht. Setzt man dem Wasser, in welchem sich Polystomellen, Gromien oder Miliolen befinden (M. SCHULTZE, für Radiolarien von HAECKEL beschrieben), Karminpulver zu, so wird der Farbstoff von den Pseudopodien aufgenommen und beginnt hier in gleicher Weise wie die Plasmakörnchen zu zirkulieren. SCHULTZE schreibt (1863, p. 26): War das Tier (eine Miliola) etwa $^1/_4$ Stunde mit dem Karmin in Berührung, „so bietet sich das überraschende und wahrhaft prächtige Schauspiel dar, daß alle Pseudopodien eine gewisse Menge von Karminkörnchen enthalten, welche, je kleiner sie sind, um so lebhafter an der Bewegung der den Pseudopodien eigenen Körnchen teilnehmen. Einige gleiten dem peripheren Ende des Fadens zu, andere, und zwar der größere Teil, werden in entgegengesetzter Richtung fortgeführt und in das Innere des Tierkörpers aufgenommen. Oft stockt die Bewegung eines Körnchens plötzlich und erst wie nach kurzem Besinnen geht sie fort oder in die entgegengesetzte über. Ein Karminkörnchen überholt das andere, wo zwei sich begegnen, kehrt eins mit dem andern um. Endlich sieht man, wo Anastomosen sind, die Farbstoffkörnchen so gut wie die andern aus einem Faden in den andern hinüberlaufen. Kurz, das Verhalten ist genau dasselbe, wie es uns von der Körnchenbewegung überhaupt bekannt ist, nur viel leichter zu beobachten entsprechend der Größe und intensiven Färbung der Karminkörnchen. Oft beobachtete

ich, daß auch größere Klümpchen Karmin, wie sie durch Zusammenkleben zahlreicher kleiner entstehen, selbst wenn sie einen mehr als zehnfach größeren Durchmesser als die Fäden haben, doch mit fortgeschleppt wurden."

Ich habe Gleiches beobachtet, möchte aber doch betonen, daß meist die Karminbewegung eine recht unregelmäßige und von der der vitalen Körner abweichende ist. Die vitalen Körner kann man mit Stylonychien vergleichen, die an einem Faden entlang kriechen. Sie umkreisen ihn, halten inne, gleiten ein Stück langsam, hasten dann mit überraschender Geschwindigkeit, kehren um: kurz, die Willkürlichkeit der Bewegung ist in die Augen springend. Die Karminkörner dagegen hängen gewöhnlich unbeweglich am Faden oder zittern und schwanken nur hin und her; geraten sie in gleitende Bewegung, so ist diese eine gleichförmige, selten schnelle, und geht gerade aus; sie kann wieder durch eine lange Ruhepause unterbrochen werden, gelegentlich fällt das Korn auch vom Podium ab. Derart erscheint die Bewegung der Karminkörner als passive, jedenfalls ist sie von der der Plasmakörner unterschieden.

Das Willkürliche in der Bewegung der Plasmakörner scheint mir nur durch Annahme einer Eigenbewegung genügend erklärbar. Es ist wohl zuzugeben, daß in der Perifilarsubstanz Strömungen unabhängig vom Einfluß der Körnchen auftreten können und diese würden es eben sein, die die Lokomotion der Karminkörner vermitteln würden. Im allgemeinen jedoch müssen die Strömungen gewissermaßen individuelle sein, was auch daraus folgt, daß an einem fadendünnen Podium mehrfache Strömungen — von verschiedener Richtung und verschiedener Geschwindigkeit — dicht nebeneinander verlaufen können. Ich schließe mich daher der von Bütschli (1892) vertretenen Anschauung an, daß die Ursache der Strömung im strömenden Körnchen zu suchen ist. Allerdings kann ich die Ansicht, daß es sich um Spannungsänderungen an der Grenze des Hyaloplasmas zum umgebenden Wasser oder zu eingelagerten Enchylemtröpfchen handelt, nicht teilen. Da an den dickeren Podiensträngen die Wanderung der Körnchen auch im Innern stattfindet, wo außer den festen Fäden nur Perifilarsubstanz — hier auch Interfilarsubstanz zu nennen — vorliegt, so kann es sich bei der Bewegung nur um Zustandsänderungen innerhalb der Perifilarsubstanz handeln; Oberflächenspannung kommt für einen Erklärungsversuch nicht in Betracht. Das erhellt hier weniger deutlich als bei den Amöben und Infusorien, wo Körnchen in gleicher Eigenbewegung nachweisbar sind (siehe die Abschnitte 2 und 3).

Die Ursache für den Transport der Karminkörner ist entweder ausschließlich in der Perifilarsubstanz zu suchen oder man hätte eventuell den Achsenfaden des Podiums dafür verantwortlich zu machen. In ersterer Hinsicht könnte angenommen werden, daß in der Perifilarsubstanz auch submikroskopische Körnchen vorkommen, die gleichfalls zirkulieren und derart von den größeren Körnchen unabhängige Ströme bedingen, von denen die Karminkörner mitgerissen werden. Vielleicht ist aber auch der Achsenfaden reizempfindlich und vermag seinerseits, auf Reiz durch die haftenbleibenden Karminkörner hin, Strömungen in der Perifilarsubstanz auszulösen. Ich möchte der ersteren Ansicht die größere Bedeutung zusprechen, weil durch unsichtbare Granulationen ausgelöste Strömungen für andere Formen notwendigerweise angenommen werden müssen. Näheres darüber siehe in den folgenden Abschnitten, vor allem in Abschnitt 4.

B. Axopodien und Weichkörper (Sark).

§ 4. Axopodien der Heliozoen.

Die Pseudopodien der Heliozoen, die sog. Axopodien, sind den Filopodien der Reticulosa insofern innig verwandt, als sie feste Strukturen enthalten und Körnchenströmung aufweisen. Doch unterscheiden sie sich durch den Mangel von Verzweigungen (nur ganz ausnahmsweise kommen solche vor) und durch die auffällige Differenzierung der festen Strukturen zu derben, stützenden Achsenstäben, die sich, meist leicht feststellbar, aus den Pseudopodien in den Weichkörper erstrecken und hier in verschiedener Weise (siehe unten) endigen. Man unterscheidet am Heliozoenpodium den Achsenstab von einem flüssigen Überzug, in welchem geringfügige und meist langsame Körnchenströmung statthat. Die Perifilarsubstanz geht direkt in die Substanz des Weichkörpers über, worüber im folgenden Paragraphen Näheres ausgesagt wird. Es bleibt fraglich, ob das Vorhandensein des Achsenstabes ein allgemeines ist. Bis jetzt ist er noch nicht bei allen Formen nachgewiesen; indessen dürfte doch aus der Starre der für die Heliozoen im allgemeinen charakteristischen Pseudopodien auf seine allgemeine Verbreitung zu schließen sein. Über Lobopodienbildung siehe den folgenden Paragraphen.

Die Achsenstäbe wurden von M. Schultze (1863) bei *Actinosphaerium* entdeckt und bald darauf auch für verschiedene andere Formen, vor allem für *Actinophrys* und *Acanthocystis* (Gre-

NACHER, 1869) und *Rhaphidiophrys* (F. E. SCHULZE, 1874) nachgewiesen. Bei *Actinosphaerium* enden sie innerhalb des Weichkörpers bereits in der Rindensubstanz (an der Grenze zur kernhaltigen Marksubstanz), bei *Actinophrys* dringen sie bis zur Kernmembran und bei *Acanthocystis* und *Rhaphidiophrys* bis zu einem zentral (neben dem exzentrischen Kern) gelegenen kleinen Korn vor, das bereits 1892 von BÜTSCHLI als Zentrosom angesprochen wurde und sich als solches in der Tat, nach SASSAKIS (1893) und SCHAUDINNS (1896) Befunden, bei den Teilungsvorgängen erwiesen hat (siehe unten).

In der Beschaffenheit zeigen die Achsenstäbe mancherlei Differenzen. Bei großer Dünne des Pseudopodiums, z. B. bei *Actinophrys*, sind es zarte, homogene Stäbe, an denen keinerlei Struktur nachweisbar ist. Bei *Camptonema nutans*, einem eigenartigen Rhizopoden, der den Heliozoen nahe steht, erwiesen sich die hier relativ dicken Stäbe, die im Weichkörper — je einer an einem der zahlreichen Kerne — enden, nach SCHAUDINNS Befunden (1894) als aus zweierlei Substanzen bestehend, nämlich aus einer mit Eisenhämatoxylin schwärzbaren Rinde und einer ungefärbt bleibenden Marksubstanz, von denen erstere an den Kernen in eine dicke, gleichfalls leicht schwärzbare Kappe ausläuft. Ich konnte für *Actinosphaerium* (Fig. 4, Taf. IV) eine gleiche Beschaffenheit (bis auf die Kappe) feststellen, fand aber auch eine feinere Struktur der Rinde, die sich, besonders deutlich an den Pseudopodien, als aus einer Anzahl von Fibrillen aufgebaut erwies. Die Fibrillen verlaufen längs dicht nebeneinander und sind am intrazellulär gelegenen Teile des Stabes auch am konservierten (Flemming-Sublimat) Material gewöhnlich zu einem dichten Mantel fest verklebt. Am keilförmig zugespitzten inneren Ende des Stabes (GRENACHER) scheint die helle Marksubstanz über die Rinde zu überwiegen; die Fibrillen verstreichen hier bereits vor dem Ende der ersteren.

Über Entstehung und Vergehen der Achsenstäbe ist nicht viel Sicheres bekannt. Nach allgemeiner Anschauung werden sie bei der Einziehung der Pseudopodien, z. B. vor der Enzystierung der Tiere, ins Sark eingeschmolzen und entstehen bei Neubildung der Podien aus ihm aufs neue. Besonders BRANDT hat diese Ansicht für *Actinosphaerium* vertreten. Es erscheint jedoch sehr wohl möglich, daß die eigentlichen Fibrillen, die wir als das wesentliche Element der Stäbe aufzufassen haben, bei der Pseudopodieneinziehung nicht aufgelöst werden, sondern sich nur locker im Sark verteilen, so daß ihr Nachweis bis jetzt nicht gelang. Sie würden bei Neubildung

der Podien wieder zum Stab zusammentreten und sich teilweise nach außen vorschieben. Für diese Auffassung spricht der Befund SCHAUDINNS (1896), nach welchem die Achsenfäden von *Acanthocystis* bei Teilung des Tieres, der ein völliges Einziehen der Podien vorausgeht, wenigstens im inneren Bereich des Weichkörpers erhalten bleiben und die Polstrahlung der Spindelfigur liefern, die aus dem sich teilenden Zentrosom und dem Kern hervorgeht. An den Tochtertieren wachsen die Strahlen wieder nach außen, als Achsenfäden neu gebildeter Pseudopodien. Ferner fand SCHAUDINN, daß die Achsenfäden bei amitotisch entstandenen Knospen vom Zentrosom, das seinerseits aus dem Kern stammt, auswachsen, also nicht direkt aus dem Sark sich herausdifferenzieren. Nun ist zwar weder für *Actinosphaerium* noch für *Actinophrys* eine Beziehung der Achsenstäbe zu Zentrosomen bekannt, immerhin aber machen jene Befunde auch für diese Formen die Entstehung der Achsenfäden aus dem Sark bzw. ihre Auflösung in dasselbe nicht gerade wahrscheinlich.

Die Bewegung der Axopodien ist eine mannigfaltige. Zwei Bewegungsarten sind vor allem zu unterscheiden: die schwingende, schlagende und die zuckende Bewegung. Einfache, langsame Schlagbewegung kommt allen Axopodien zu; entweder krümmt sich das Podium dabei oder wird an einem beliebigen Punkt, oft dicht an der Basis eingeknickt. Besonders charakteristisch ist das Verhalten von *Sticholonche* (R. HERTWIG, 1877), welche Form durch gleichmäßig ruckweises Umlegen und Wiederaufrichten der Pseudopodien sich schwimmend vorwärts zu bewegen vermag. Schwingende Bewegung, scharfe Krümmung an der Basis und Biegung der Länge nach, ja sogar geißelartige Drehung beobachtete SCHAUDINN bei *Camptonema*. Besonders interessant aber ist die zuckende Bewegung. Sie wurde von ENGELMANN 1881 für *Acanthocystis* angegeben und direkt der Muskelzuckung verglichen. Ein Axopodium verkürzt sich auf Reiz hin momentan bis auf $^1/_{50}$ und weniger der ursprünglichen Länge unter entsprechender Verdickung; dann wird es ziemlich geschwind wieder ausgestreckt. Ich suchte bei *Acanthocystis* vergebens nach solchen „Myopodien“, fand sie jedoch bei *Rhaphidiophrys* und kann für diese Form die Angaben ENGELMANNS durchaus bestätigen. Momentan verschwindet das Podium bei mechanischem Reiz (leichter Druck auf Deckglas), ohne daß dabei das Tier im geringsten seine Lage geändert hätte. Sehr bald wird es wieder vorgestreckt, wobei man die Distanz zwischen den einzelnen anhaftenden Körnchen, die sich sehr träge bewegen, sich vergrößern

sieht; das beweist die gleichmäßige Streckung des ganzen Podiums, nicht etwa ein endständiges Wachstum durch Zufluß von Plasma vom Weichkörper her.

Von den Pseudopodien ist noch anzugeben, daß sie gelegentlich auch miteinander der Länge nach verschmelzen können — was besonders häufig bei *Rhaphidiophrys* beobachtet wird —, wobei jedoch die Achsenstäbe, wenigstens bei *Actinosphaerium*, deutlich gesondert bleiben. Bemerkenswert ist ferner, daß auch Wimpern bei Heliozoen beobachtet wurden. Nach PENARD (1897) schwimmt *Myriophrys paradoxa* mittelst Zilien, die indessen nur in Verwendung treten, wenn die Pseudopodien eingezogen sind. Schließlich sei erwähnt, daß viele Heliozoen auch amöboide Pseudopodien zu entwickeln vermögen, so vor allem *Vampyrella*, *Arachnula* und *Nuclearia* (nach BÜTSCHLI, 1880). Diese breiteren, stumpflappigen und hyalinen Fortsätze werden vom Weichkörper vorgestreckt, der sich in toto recht gestaltsveränderlich erweist. In ihrer Beschaffenheit schließen sie sich innigst an die Hyalopodien der Amöben an (siehe über diese in Abschnitt 2).

Axopodien kommen nicht nur den Heliozoen, sondern auch den Acanthometren unter den Radiolarien zu (R. HERTWIG, 1876, und HAECKEL, 1887). Sie finden sich hier neben den typischen Filopodien, sind nicht zurückziehbar und werden von HAECKEL als Tastorgane gedeutet.

§ 5. Weichkörper (Sark).

Über das Sark* der Foraminiferen liegen nicht allzu viele Strukturangaben vor. SCHAUDINN beschreibt für *Calcituba polymorpha* (1895) feinschaumige Struktur der Grundsubstanz und gibt ferner an, daß die hellen Enchylemtröpfchen fortwährend ihre Anordnung und Gestalt ändern. Es soll eine einfache, sehr langsame Rotation — ein rechts- und linksseitiger Strom, die an den Kammerenden ineinander übergehen — oder eine springbrunnartige Rotation — im Weichkörper nachweisbar sein. Fibrilläre Strukturen würden durch Streckung von Tröpfchen (Vakuolen) vorgetäuscht. Für *Myxotheca arenilega* — eine neue Form in einer sandtragenden Gallerthülle, zugleich ausgezeichnet durch ausgiebige amöboide Formveränderung des Körpers — gibt er (1894) jedoch an, daß die Filopodien bzw. ihre zähe Achsensubstanz sich in den Weichkörper hinein fortsetzen, der also doch fädige Strukturen enthalten

*) Ich bezeichnete 1902 in meiner Histologie den Zelleib allgemein als Sark.

würde. Rhumbler hat 1894 für *Saccammina sphaerica* gleichfalls Wabenstruktur beobachtet und betont auch seinerseits, daß Fadenstrukturen durch Wabenreihen vorgetäuscht werden können. Echte Fäden beschreibt er jedoch für das fächerartig aus der Gehäusemündung vorragende Sark, das mit der Fächerbildung von *Hyalopus* verglichen werden kann.

Bütschli, der verschiedene Foraminiferen untersuchte, fand überall wabig-netzige Struktur des Sarks, die an brückenartigen oder gedehnten Partien in eine fasrig-maschige überging. Von Hyalopus gibt er speziell für den Sarkfächer an der Mündung fasrig-maschige Struktur an, in welche die homogene Struktur der Pseudopodien unscharf übergehen soll. Ich muß all diesen Angaben widersprechen. Von einer elementaren Wabenstruktur konnte ich mich nirgends überzeugen, erkannte vielmehr sowohl an lebenden Trümmern des Sarks von *Polystomella*, wie an Schnitten von *Hyalopus* fädige Strukturen, die direkt in die der Pseudopodien sich fortsetzen. Allerdings erschwert der Körnerreichtum das scharfe Erkennen außerordentlich, aber ich glaube mich doch an nicht wenigen Stellen von der Existenz eines festen Gerüsts im Sark überzeugt zu haben. Spricht doch auch der sichere Nachweis von Fibrillen und Fäden in den Pseudopodien und am Mundfächer für einen entsprechenden Bau des Sarks. Die vorhandenen Vakuolen sind immer von relativ ansehnlicher Größe und andre, elementare konnte ich nicht entdecken.

Die Befunde an *Thalassicolla* bekräftigen mich nur in meiner Beurteilung der Sarkstruktur. Ich fand im Pseudopodienmutterboden (Haeckel, 1862) das von R. Hertwig (1879) beschriebene Netz von Sarkodefäden, aus dem die Pseudopodien entspringen, deutlich fädig strukturiert, wie Fig. 3*c* beweist. Aus solchen Fäden, die bündelweise in die Gallerthülle eintreten, entwickeln sich die derben Fibrillen der Pseudopodien (Fig. 3*b* und *a*). Über das intrakapsuläre Sark kann ich leider keine genaueren Angaben machen, da es sich auf den Schnitten herauslöste. Ich bedaure das um so mehr, als Bütschli (1892) es für besonders schön ausgebildete Wabenstruktur beschreibt, von der ich gern gewußt hätte, aus welchen Faktoren sie abzuleiten ist.

Sehr klare Einsicht ist in die Beschaffenheit des Heliozoensarks möglich. Auch hier fehlt das Gerüst nicht, ist sogar äußerst regelmäßig angeordnet und tritt, besonders an Schnitten, prägnant hervor. Es wird von den inneren Abschnitten der Achsenfäden gebildet, die entweder in einem Zentrosom oder am Kern zusammen-

laufen bzw. an den vorhandenen zahlreichen Kernen einzeln oder überhaupt frei im Sark enden. Über sie wurde schon eingehend ausgesagt (§ 4); wir haben hier nur die übrige Sarksubstanz zu berücksichtigen. Die Hauptmasse des Körpers besteht aus einer hyalinen, zähflüssigen Substanz, in welche zahlreiche Vakuolen eingelagert sind und die zugleich von Körnchen durchsetzt ist. *Actinosphaerium* konnte ich nur an Schnitten untersuchen (siehe unten), bei anderen Formen, *Actinophrys* vor allem, studierte ich auch das lebende Sark. Nicht selten sieht man nun hier die hyaline Grundsubstanz des Körpers sich in den Zwickeln zwischen den Vakuolen reichlicher anhäufen und gelegentlich auch peripher tropfenartig zusammenfließen, wobei dann ihre Homogenität besonders deutlich hervortritt (Fig. 5*a*, Tafel IV). Bei der Fixierung erstarrt diese hyaline Substanz granulär. Ebenso sieht man an Schnitten von *Actinosphaerium* zwischen den Vakuolen eine granulär geronnene Substanz (Fig. 4*a* und *b*, Tafel IV), die als Fällungsprodukt der intra vitam homogenen Grundsubstanz aufzufassen ist. Ich habe dies Fällungsprodukt sehr genau studiert und kann folgendes darüber mitteilen.

Zunächst glaube ich bestimmt annehmen zu können, daß echte gerüstige (fädige) Strukturen vollständig (ausgenommen die in den Achsenstäben gegebenen Elemente) fehlen. Trotzdem ist aber im Gerinnsel eine Struktur stellenweise deutlich ausgeprägt, die teils als netzige, teils sogar als wabige bezeichnet werden kann. Nun hat Bütschli für *Actinosphaerium* und *Actinophrys* 1892 maschige Struktur beschrieben, von der er jedoch angibt, daß sie auch intra vitam sichtbar sein soll. Die Fixierung soll das Bild, welches „das Plasma der lebenden Pseudopodien gewährt . . . in keiner Weise verändern, sondern nur verschärfen und verdeutlichen". Ich muß gestehen, daß ich diese Aussage nicht zu deuten weiß. Hinsichtlich der Difflugien bin ich imstande zu zeigen, daß der auch hier angegebenen Wabenstruktur intra vitam einzig und allein eine molekular bewegliche Granulation zugrunde liegt (§ 10). Von den hier genannten Heliozoen ist Gleiches nicht bekannt und daher besteht bei mir Unsicherheit der Auffassung von Bütschlis Angaben. Hier werden Granulationen erst bei der Fixierung sichtbar (wie auch bei den meisten Amöben) und diese Granulationen zeigen nun häufig (ob überall?) ein eigenartiges Verhalten. Sie erscheinen nämlich untereinander durch feine Brücken oder Lamellen verbunden. Je mehr die eine oder andre Verbindungsweise ausgebildet ist, um so deutlicher erscheint die Struktur netzig oder wabig. Im letzteren Falle kann der granuläre Grundcharakter überhaupt ganz oder fast

ganz verwischt sein; im ersteren Falle tritt er deutlicher, nicht selten sehr deutlich hervor, wie die verschiedenen Darstellungen der Fig. 4, Tafel IV, die so getreu als möglich mit dem Zeichenapparat (besonders *c* und *d*) nach dem Präparat gezeichnet sind, lehren.

Ich bin nun der Ansicht, daß bei der Fällung präformiert in der Grund- (Perifilar-) Substanz enthaltene, submikroskopische Granula sich zu gröberen Teilchen aneinanderfügen und daß diese Neigung zur Verklebung auch in der Bildung netzig-wabiger Gerinnsel zum Ausdruck kommt, die aus den Fällungsprodukten hervorgehen. Von Präformation dieser Netze und Schäume in der lebenden Perifilarsubstanz kann nicht die Rede sein (siehe darüber § 10 und 11). Es besteht also ein wesentlicher Unterschied der von Bütschli beschriebenen Strukturen zu echten Gerüststrukturen, die auch der lebenden Substanz zukommen und hier als feste geformte, fädige Gebilde dauernd verharren. Diese echten Gerüste können allerdings auch eine netzige Struktur annehmen, wie wir bei den Infusorien (§ 12) sehen werden; ich möchte jedoch schon hier betonen, daß ich an diesen Netzgerüsten, die eventuell sogar als wabige ausgebildet sein dürften, alle nachweisbaren Fadenverbindungen für vergängliche, zeitweise auftretende Bildungen ansehe und ihnen daher eine viel geringere Bedeutung als den beharrenden Fäden zuschreibe.

Über die kontraktilen Vakuolen der Heliozoen siehe bei Infusorien § 14.

2. ABSCHNITT:

Hyalodroma.

Hier kommt Struktur und Bewegung der nackten und beschalten Amöben (Amoebozoa, Grobben, 1904) zur Besprechung. Über die Wahl der neuen Bezeichnung wird in § 9 Näheres ausgesagt werden.

A. Gymnamöben.

Zunächst haben wir uns mit dem strukturellen Aufbau des Amöbenkörpers, soweit er für die Pseudopodienbildung und Lokomotion von Bedeutung erscheint (also absehend vom Aufbau des Kernes und von der speziellen Beschaffenheit eingelagerter Körner und Nahrungsballen), zu beschäftigen. Man unterscheidet am Zellleib (Sark) eine äußere Schicht, das Ektosark (gewöhnlich Ektoplasma genannt, welcher Ausdruck hier aber vermieden werden soll), das in erster Linie als Pseudopodienbildner erscheint, und

eine innere Schicht, das Entosark (Entoplasma), in welches der körnige und tropfige Inhalt des Sarks sowie der oder die Kerne eingelagert sind. Das Ektosark spielt oft nur eine sehr geringe Rolle, fehlt beziehentlich ganz oder tritt doch nur bei der Bewegung gesondert hervor; es steht zum Entosark in innigster Beziehung, kann sich aus diesem herausbilden und in dieses zurückverwandeln (BÜTSCHLI u. a.). Zu diesem Verhalten ist sogleich folgendes zu bemerken. Es fragt sich, in welchem Sinne von einer Unterscheidung des Ekto- und Entosarks überhaupt geredet werden kann. Zieht man nämlich die Strukturverhältnisse der Infusorien, wo auch zwischen Ekto- und Entosark unterschieden wird, zum Vergleich heran, so zeigt sich eine wesentliche Differenz zu den Amöben, insofern beide Sarkschichten dauernd scharf voneinander gesondert sind. Somit erscheint das Ektosark der Infusorien unvergleichbar dem Ektosark der Amöben. Wir haben nun in erster Linie zu prüfen, was denn eigentlich Ekto- und Entosark der Amöben so eng verwandt macht, daß die Umwandlung des einen in das andere möglich ist. Es wird sich dabei zeigen, daß beide Schichten bei den Amöben nur morphologisch, nicht eigentlich strukturell verschieden sind, welch letzteres Verhalten dagegen für die Infusorien gilt:

§ 6. Ektosark und Pellicula.

Das Ektosark der Amöben ist ein hyaliner Randsaum, der ausschließlich aus einer homogenen Flüssigkeit besteht. Diese verdichtet sich an der Oberfläche zu einer festeren Rinde, die gewöhnlich sehr zart und rasch vergänglich (z. B. bei *A. guttula* und *limax*), in anderen Fällen dick und zäh (z. B. bei *A. tentaculata* GRUBER) ist und auch von einer beständigen Pellicula überzogen sein kann (siehe unten); stets aber fehlt im Ektosark eine wabige oder netzige Gerüststruktur, sei diese nun fester oder flüssiger Natur, und eine Abweichung von der homogenen Beschaffenheit ergibt sich allein aus dem Auftreten feinster Granulationen, wie z. B. bei *A. fluida* und *laureata* nach den Angaben PENARDS (1902), vor allem aber bei Thekamöben (siehe unten § 10) vorliegen. Ich gehe auf diese Granulationen, denen, wie mir scheint, eine große funktionelle Bedeutung zukommt, erst bei Schilderung der Difflugien, für deren Ektosark sie besonders charakteristisch sind, näher ein. Hier haben wir uns allein mit dem eventuellen Vorhandensein fibrillärer Strukturen sowie mit dem Kohäsionszustand des Ektosarks im allgemeinen zu befassen.

Wie gesagt: netzige Strukturen fehlen so gut wie wabige. Als eventuell vorhandene Gerüststruktur kommt für gewisse Fälle nur die Existenz von Fibrillen im Ektosark in Betracht. Solche Fibrillen wurden bis jetzt allein von GREEFF für Erdamöben (1891), vor allem für die *A. fibrillata*, sowie von BÜTSCHLI für *A. blattae* (1878) beschrieben. In letzterem Falle handelt es sich ganz sicher nicht um echte Ektosarkstrukturen, sondern um ins Sark eingelagerte Pilzmycelien, die mit der Nahrung aufgenommen werden und den Amöbenkörper naeh allen Richtungen durchsetzen. Fig. 6 zeigt zwar nicht ihr charakteristisches Aussehen — es sind feine gekörnte Fäden —, aber ihre Verteilung, die außerordentlich wechseln kann, und ihre Beziehungen zur Außenwelt; man sieht sie nicht selten bündelweise aus dem Sark hervorragen und findet in der Umgebung gleichbeschaffene Fäden. Von einem netzigen Zusammenhang der Fäden im Sark untereinander, wie BÜTSCHLI (1892) ihn angibt, sowie von einer Abhängigkeit der Fasern in ihrer Existenz von der Plasmaströmung kann keine Rede sein. (Siehe Nachtrag.)

Eine echte Ektosarkstruktur dürfte dagegen, wenn sich die vielfach angefochtenen GREEFFschen Befunde bestätigen sollten, bei gewissen Erdamöben vorliegen. Dafür sprechen meiner Ansicht nach eindringlich die Angaben GREEFFs über Kontraktionen des Körpers, dessen Ektosark er direkt mit einem Muskelschlauch vergleicht. Die intra vitam nicht unterscheidbaren Fibrillen sollen dem zähen Ektosark im Aussehen, Glanz, Homogenität ähneln, in radiärer [?] Richtung sich überkreuzend verlaufen und nur bei Fixierung mit Osmium-Alkohol deutlich hervortreten, sehr leicht aber auch körnig zerfallen, so daß sie dann wiederum im gerinnselig erstarrenden Ektosark verschwinden. Jedenfalls dürfte kaum ein apriorisehes Bedenken gegen die GREEFFschen Angaben zu erheben sein; außerdem gibt PROWAZEK (1900) für *A. terricola* auch fadenartige Strukturen an. In einem zähen Ektosark, das dem der Gregarinen — wo Ringmyoneme vorhanden sind — ähnelt, erscheint die Möglichkeit zur Herausbildung beständiger Fibrillen wohl gegeben. Indessen sei bemerkt, daß die eventuell vorhandenen Fibrillen für die Lokomotion in keiner Weise in Betracht kommen können; diese wird nur dureh Strömung vermittelt (§§ 8, 10 und 15).

In einem dünnflüssigen Ektosark wird man allerdings keine Fibrillen suchen dürfen. In Hinsicht auf den Flüssigkeitszustand finden sieh alle möglichen Ausbildungsweisen bei den Amöben. Man erkennt ihn am besten im Verhalten des Ektosarks bei der Bewe-

gung, weshalb näher erst im § 8 auf diesen Punkt eingegangen werden wird. Feste Beschaffenheit nimmt das Ektosark nur peripher bei jenen Formen an, die eine echte Pellicula bilden (siehe unten). Doch besitzt auch das leichtflüssigste Sark die Fähigkeit, sich an der Grenze zum umgebenden Wasser krustenartig zu verdichten, wobei jedenfalls auch ein fester Kohäsionszustand angenommen wird. Es handelt sich hier aber um vergängliche Bildungen, die auch nicht sonderlich scharf von der inneren flüssigen Masse gesondert sind und sich ohneweiters bei Veränderung der Körperform wieder in diese auflösen. Auch auf diesen Punkt wird erst bei Besprechung der Bewegung (§ 8) näher einzugehen sein. Ich betone nur, daß im Gegensatz zu den Pseudopodien der Linodromen, sowohl an den Pseudopodien wie am ganzen Körper der Hyalodromen, die periphere Sarkschicht immer die festeste ist und in ihr keine Verschiebung der Teilchen (siehe bei Difflugien) stattfindet, während die inneren gewöhnlich leicht fließen und in ihnen die eventuell vorhandenen granulären Teilchen beliebig verschiebbar sind. Dieser Gegensatz ist ja von Rhumbler und Penard bereits genügend betont worden.

Die soeben kurz angedeuteten Anschauungen über die Amöbenstruktur widersprechen den Angaben Bütschlis und mancher anderer Autoren durchaus. Bütschli (1892) findet sowohl im Ento- wie im Ektosark eine Wabenstruktur, gibt sie auch für die langen Pseudopodien der *A. radiosa* als bereits intra vitam erkennbar an. Zugleich beschreibt er einen immer vorhandenen, nur nicht immer mit Sicherheit nachweisbaren Alveolarsaum mitsamt Pellicula; gleiche Angaben finden sich auch bei Schaudinn, z. B. für *A. binucleata* (1895) und *Paramoeba eilhardi* (1896), sowie bei anderen Autoren. Ich konnte im Amöbenektosark nirgends (unter 11 genauer untersuchten Formen) auch nur die geringste Spur einer Waben- oder Netzstruktur entdecken, vermag mir jedoch für ein paar Formen die Annahme eines solchen zu erklären. Da dieser Punkt bei den Difflugien genauer behandelt werden wird, so streife ich ihn hier nur und gehe erst im § 10 genauer darauf ein.

Wie schon bemerkt, ist eine Pellicula den Amöben nicht völlig fremd. Spezielle Angaben liegen reichlich vor. Ich erwähne Greeffs Nachweis einer „Cuticula“ bei Erdamöben durch Methylenblaufärbung und Osmiumkonservierung; es wird durch ersteres Mittel bereits intra vitam eine Haut vom zähen Ektosark färberisch gesondert. Ferner Penards (1902) eingehende Mitteilungen, gleichfalls für Amöben mit sehr zähem Sark, sowie Angaben Bloch-

manns über eine Hautschicht bei *Pelomyxa* und Grubers Beschreibungen einer „Cuticula" für *A. tentaculata* (1882), *Pachymyxa* (1883) und andere Formen (1885). Während das Auftreten einer geschlossenen beständigen Membran bei allen Formen mit zähem Ektosark nichts Auffallendes hat, da hier eben die Tendenz zur Plasmaverdichtung vorliegt, erscheinen alle jene Fälle, in denen es sich um Pelliculabildung bei Formen mit leicht beweglichem Sark handelt, interessanter. Um so mehr als mit der Pelliculabildung das Auftreten starrer haarartiger Anhänge, die wir hier ganz allgemein Borsten nennen wollen, häufig Hand in Hand geht, ja vielleicht regelmäßig damit verknüpft ist. Ich gebe im folgenden eine kurze Zusammenstellung der wichtigsten mir bekannt gewordenen Fälle.

Ascher beschrieb 1869—1872 als *Amphizonella vestita* (später *Cochliopodium vestitum*) eine borstentragende Amöbe, die zu den beschalten Formen gehört und von Korotneff (1879), Hertwig und Lesser (1874) und Penard (1902) wieder gefunden wurde. Er kennt auch noch eine andere Testacee mit borstenähnlichem Besatz, die er *Diaphoropodon mobile* nannte; sie wird von Penard (1902) wieder beschrieben. Echte Amöben mit Borstenbesatz sind *Chaetoproteus* (Stein, 1859), *Dinamoeba mirabilis* (Leidy, 1874 und 1879), *Pachymyxa hystrix* (Gruber, 1883), *A. tertia* (Gruber, 1885) und differente *Pelomyxa*-Spezies (Blochmann, 1894). Wie Bütschli wohl mit Recht vermutet, dürfte die Leidysche *Dinamoeba* identisch sein mit *Chaetoproteus*, außerdem aber auch mit *Mastigamoeba aspera* (F. E. Schulze, 1875) und *Dactylosphaerium citreum* (Hertwig und Lesser, 1874). In dieser Hinsicht bin ich imstande, folgenden Beitrag zu liefern, der ebenso wie Blochmanns Mitteilung erweist, daß sowohl die Bildung der Borsten wie auch einer Pellicula keinen wesentlichen Charakter der betreffenden Amöbenformen vorstellt, da beiderlei Bildungen auch an großen Exemplaren fehlen können.

Ich hatte Gelegenheit, eine *Mastigamoeba* zu untersuchen, die sich von der *M. aspera* Schulzes nur durch den Besitz von feinen starren Zilien (Borsten) unterschied. Da sich aber auch Exemplare ohne den Borstenbesatz fanden, so zweifle ich nicht an der Identität und wende den Schulzeschen Namen auf meine Form an. Die genauere Untersuchung zeigte folgendes: Es ist eine deutliche Pellicula, d. h. ein feines Häutchen, das sich vom Ektosark scharf abhebt, ausgebildet und auffällig charakterisiert durch eingelagerte glänzende Körnchen, die sich — je eines — an der Basis einer Zilie finden und daher als Basalkörner zu deuten sind

(Fig. 7). Auch BLOCHMANN beobachtete an der Basis jeder Zilie bei seiner *Pelomyxa* einen glänzenden Punkt. „wie man ihn ja leicht an den Zilienursprüngen der Infusorien sieht“, der also jedenfalls auch ein Basalkorn repräsentierte. Die Beziehung der feinen, relativ langen Borsten zu den Körnchen war an gelegentlich auftretenden kurzen Pseudopodien besonders deutlich zu erkennen (Fig. 7, *c* und *d*). Aber außer den Borsten fanden sich auch kurze stäbchenförmige Gebilde auf der Pellicula (Fig. 7 *e*), die mir identisch mit den von SCHULZE beschriebenen Rauhigkeiten an der Oberfläche seiner Form zu sein scheinen. Ich möchte die Ansicht äußern, daß es sich hier um junge Borsten handelt, die vom Basalkorn, aus dem sie hervorwachsen dürften, noch nicht scharf gesondert sind. Eine Fortsetzung der Rauhigkeiten oder der Borsten ins Innere des Ektosarks hinein, etwa in Form eines Wurzelapparates, war nirgends zu beobachten, während gerade die Beziehung der uns hier nicht weiter interessierenden Geißel zum Kern, also ihre Fortsetzung ins Plasma, ohne weiteres festgestellt werden konnte (Fig. 7 *a*).

Für *Dactylosphaerium* beschreiben HERTWIG und LESSER ein ähnliches rauhes Aussehen der Pseudopodien, bringen es aber zur Kontraktion in Beziehung und vergleichen die Rauhigkeiten mit den Zöttchen, wie sie am Hinterende fast aller Amöben bei der Bewegung beschrieben wurden. Indessen hat diese Zottenbildung nichts mit Kontraktionszuständen zu tun, und ferner fand ich eine Amöbe, die in ihrem Aussehen ganz dem *Dactylosphaerium* glich, die aber auch an den gestreckten Pseudopodien (sowie am ganzen Körper) mit Rauhigkeiten bedeckt war. Diese kleinen Höcker schienen mir im wesentlichen identisch mit denen der Mastigamöba, so daß ich nicht Bedenken trage, mit BÜTSCHLI die HERTWIG-LESSERsche Form mit der SCHULZEschen (und LEIDYschen) zu vereinigen. Mangel oder Vorhandensein einer Geißel erscheinen mir nicht von besonderer Bedeutung, da erstens die Geißel leicht übersehen, zweitens aber auch ihr Mangel ein rein zufälliger sein kann. Ich fand ein Tier (ohne Borsten, aber doch am Kern leicht als hierher gehörig erkennbar), das nur einen Geißelstummel besaß und derart die Möglichkeit völligen Verlustes nahe legte.

Interessant ist, daß die Pellicula meiner Form lokal vom Ektosark durchbrochen wurde, welches dann in Form völlig flüssiger Pseudopodien vorströmte (Fig. 7 *f*). Die Durchbruchsstelle war nicht allein wegen der in der Figur nicht eingezeichneten Borsten und Rauhigkeiten, sondern auch auf Grund des strukturellen Verhaltens

der Pellicula, die von matterem Glanze ist, deutlich zu unterscheiden. Auch für das echte Dactylosphärienexemplar beobachtete ich Mangel der Buckel an den Pseudopodienenden, die also wohl auch eines Pellicularüberzuges entbehrten. Beschrieben wird der Durchbruch der Pellicula auch für andere Formen. So vor allem für *A. tentaculata* von GRUBER (1882), der bei dieser Form lange sich erhaltende Pseudopodiensockel, aus denen die eigentlichen Pseudopodien hervorgestreckt wurden, vorfand. Für *Pachymyxa* gibt GRUBER dauernd sich erhaltende Poren der Pellicula an. Ferner kennt man Durchbrechungen bei den Erdamöben (GREEFF, RHUMBLER, PENARD), die zur Nahrungsaufnahme und Defäkation in Beziehung stehen; es vermag sich sogar bei diesen Vorgängen die Pellicula follikelartig tief ins Innere des Körpers einzusenken (Einstülpungen GREEFFS, auch beobachtet von RHUMBLER, PENARD und anderen Autoren).

Hier wäre auch das abweichende chemische Verhalten der Pellicula vom Ekto- und Entosark zu erwähnen. RHUMBLER (1898) fand bei Behandlung von *A. verrucosa* mit verdünnter Kalilauge, daß sich das gesamte Sark löste und nur die äußerste Körperschicht erhielt. Er setzt diese Schicht dem ganzen Ektosark gleich, wahrscheinlich handelt es sich aber nur um die Pellicula, die ja von *A. verrucosa* bekannt ist (siehe PENARD, 1902).

§ 7. Entosark.

Ebensowenig wie dem Ektosark kommt dem Entosark eine Wabenstruktur im Sinne BÜTSCHLIS zu. Allerdings können hier Vakuolen oft in sehr großer Menge und dichter Anordnung auftreten. Das gilt z. B. für die *A. alveolata* MERESCHKOWSKYS (1879) und für die Pelomyxaformen (z. B. betont von GRUBER für *P. villosa*, aber überhaupt bei beliebigen Arten leicht nachweisbar); auch *A. ranarum* (Fig. 8*b*) und manch andre Art kann von Vakuolen im Entosark ganz durchsetzt sein und diese Vakuolen können eine recht geringe Größe annehmen, was dem Sark ein schaumiges Aussehen verleiht (Fig. 9 von *A. guttula* aus Heuinfusionen). Aber stets finden sich alle Übergänge von kleinen zu großen Vakuolen und gar nicht selten ist die Menge der Vakuolen eine sehr geringe. Sie werden gelegentlich ganz vermißt, so z. B. bei *A. blattae* (Fig. 6), sind also kein obligates Strukturelement, sondern nur von rein physiologischer Bedeutung, wohl als Laboratorien für bestimmte chemische Umsetzungen (die allerdings nicht direkt nachweisbar sind) dienend, und reihen sich in dieser Hinsicht den echten Nah-

rungsvakuolen sowie den kontraktilen Vakuolen (über diese siehe bei Infusorien § 14) an. Die Wabenstruktur, wie sie BÜTSCHLI im Auge hat, die als bleibende Struktur von außerordentlicher Feinheit dem gesamten Sark zugrunde liegen soll, fehlt durchaus.

Sieht man von allen körnigen Einlagerungen (sowie vom Kern) ab, so findet man als wesentliche Substanz des Entosarks eine homogene Flüssigkeit, die ohne scharfe Grenze in das flüssige Ektosark übergeht. In dieser Hinsicht erwiesen sich mir besonders lehrreich *A. ranarum* und *A. blattae*. Bei beiden Formen kann die Menge körniger Einlagerungen eine sehr spärliche sein; für die letztere (Fig. 6) gibt BÜTSCHLI bereits an, daß sich kein Entosark unterscheiden lasse, der ganze Körper vielmehr aus Ektosark zu bestehen scheine. Bei *A. ranarum* ergibt sich das gleiche aus Fig. 8*a* und *b* ganz von selbst. Das flüssige Entosark ist hier nur insofern vom Ektosark unterschieden, als es Vakuolen enthält. Nun sieht man aber diese Vakuolen von einer zarten Haut umgeben, die sich nicht scharf vom umgebenden Plasma abhebt und nur eine Verdichtung desselben, vergleichbar der peripheren Kruste am Ektosark, vorstellt. Also auch in ihrem Verhalten zum Wasser, was ja den Vakuoleninhalt ganz oder vorwiegend bildet, stimmen beide Körperschichten überein. Somit ergibt sich, daß eigentlich das Ektosark nichts anderes repräsentiert als einen einlagefreien Teil des Entosarks oder, besser gesagt, daß die Amöbe in toto aus einer flüssigen, zur Verzähigung neigenden Substanz (Grundsubstanz) besteht, die in ihrem inneren, oft fast den ganzen Körper umspannenden Bereiche durch Einlagerung von Vakuolen, Körnern und Kern zum Entosark gestempelt wird, in ihrem äußeren Bereiche aber aller Einlagerungen entbehrt und derart als helles Ektosark erscheint.

Es erklärt sich somit ohne weiteres, daß Ektosark lokal verschwinden oder aus dem Entosark sich entwickeln kann. Zu diesem Zweck bedarf es keiner strukturellen Veränderung, es genügt schon die Aufnahme oder Eliminierung der erwähnten Einschlüsse, die von Verflüssigung und Verzähigung des Plasmas ganz unabhängig ist (gegen RHUMBLER 1898). Indessen soll durchaus nicht bestritten werden, daß strukturelle Veränderungen beim Austritt oder Eintritt von Grundsubstanz aus dem oder in das Entosark sich vollziehen können. Im Gegenteil, sie sind vielfach mit Notwendigkeit anzunehmen, da die Grundsubstanz im Entosark meist entweder zäher oder leichter flüssig ist als im Ektosark. Zäher erscheint die Grundsubstanz z. B. bei *A. guttula*, wo das Entosark im großen und ganzen als relativ formbeständige Masse im leicht flüssigen Ekto-

sark erscheint. Leichter flüssig, und zwar in auffallendem Maße ist die Grundsubstanz im Entosark der Erdamöben, deren Ektosark durch zähe Beschaffenheit ausgezeichnet ist. Trotzdem wandeln sich beide Substanzen ineinander um, was schon deshalb nicht wundernehmen kann, weil in der Bildung von Vakuolenhäuten und einer peripheren Ektosarkkruste auch einer sehr dünnflüssigen Grundsubstanz die Fähigkeit zur Verzähigung gegeben erscheint.

Die Grundsubstanz des Amöbenkörpers, die seine eigentliche Struktursubstanz repräsentiert, ist als Hyaloplasma (Hyalom) zu bezeichnen. Sie entspricht der Perifilar- und Grundsubstanz der Linodromen, wie aus ihrem physikalisch-chemischen Verhalten, aus ihren Beziehungen zur Körnchenbewegung (siehe sogleich weiteres) und zur Vakuolenbildung, ferner zur Pseudopodienbildung (siehe für die Amöben den folgenden Paragraphen, außerdem für *Hyalopus* § 2) evident hervorgeht. Ich wähle den Namen im Anschluß an Bütschli, der auch die Wandungssubstanz der Vakuolen als Hyaloplasma vom Vakuoleninhalt (Enchylem) unterscheidet. Nur folgende untergeordnete Differenz der von uns gefundenen Hyaloplasmen liegt vor. Nach Bütschli ist das gesamte Hyaloplasma als schaumartiges Fachwerk ausgebildet und in seiner Gänze durchsetzt von feinsten Enchylemtröpfchen, gegenüber denen die sonst vorhandenen, leicht nachweisbaren Vakuolen als Riesengebilde erscheinen. Nach meiner Ansicht, die sich auf die Angaben vieler Protozoenforscher sowie auf meine eigenen Befunde stützt, ist das Hyaloplasma dagegen als einheitliche Flüssigkeitsmasse entwickelt, in der nur lokal wässrige Tropfen auftreten und wieder verschwinden. Diese Anschauung stimmt mit der Bertholdschen (1886) überein, die auch den Enchylemtropfen keinerlei besondere Bedeutung für den Aufbau des Sarks zuschrieb. Indessen gestand Berthold auch den Gerüstfäden keine besondere Bedeutung im gleichen Sinne zu; wir werden aber sehen, daß gerade den Metaphytenzellen, für die Berthold seine Ansicht entwickelte, ein Gerüst als integrierender Bestandteil zukommt (Gleiches gilt auch, außer für die Hyalodromen, fast für alle Protistenformen). Somit ist die Übereinstimmung unserer beiderseitigen Auffassungen nur eine zufällige und meine Hyaloplasmatheorie des Amöbenkörpers eine selbständige Lehre.

Wie bemerkt, ist die Wahl der Bezeichnung: Hyaloplasma für die Grundsubstanz auch deshalb berechtigt, weil in ihr die Körnchen eingelagert sind. Auch Bütschli betont ja die Einlagerung der Plasmakörner in die Substanz der Wabenwandungen.

Hinsichtlich der Beziehungen der Körner zum Hyalom erwähne ich noch, daß sich die Körner in ihm frei zu bewegen vermögen. Man beobachtet ganz allgemein Eigenbewegung auch bei den Körnern des Amöbenentosarks, die von den weiter unten zu beschreibenden Strömungen unabhängig, und, wenn auch nur langsam, doch der Körnchenbewegung bei den Linodromen (§ 3) vergleichbar ist. Das Hyaloplasma erscheint als Vehikel der Körner, das durch die Körner selbst in Bewegung gesetzt wird. Näheres darüber in § 20.

§ 8. Pseudopodienbildung, Lokomotion und Bewegung.

Die Lokomotion der Amöben ist zweierlei Art. RHUMBLER (1898) unterscheidet eine fließende von einer rollenden Bewegung. Die erstere vollzieht sich unter Adhäsion an die Unterlage, indem die vorströmende Körpermasse sich fest an den Boden anlegt, auf diesem ausbreitet, um dann, wenn sie zum Anteil der hinteren Körperregion geworden ist, die Beziehung zur Unterlage aufzugeben. Die letztere ergibt sich nach RHUMBLER durch Vorstreckung kurzer, plumper Pseudopodien frei ins Wasser und anschließende Verlagerung der Hauptmasse des Körpers in gleicher Richtung, bis das lokale Übergewicht den Körper hier zum Boden herabzieht. Bei Wiederholung dieses langsam sich abspielenden Prozesses rollt gewissermaßen die Amöbe (*A. verrucosa* z. B.) auf dem Objektträger weiter.

Beiderlei Lokomotionsweisen möchte ich als die strömende Bewegung zusammenfassen, da sie durch strömende Verschiebungen in der Hyalomsubstanz bedingt sind. Sie sind es ausschließlich, die die Lokomotion und Pseudopodienbildung vermitteln: auszunehmen wären etwa nur die noch umstrittenen Fälle bei Erdamöben, bei denen, wie zitiert (§ 6), nach GREEFF (1891) Formveränderungen des Körpers durch Fibrillenkontraktion im Ektosark herbeigeführt werden sollen. Aber neben der strömenden Bewegung des Plasmas, auf der, wie gesagt, auch die Formveränderung (Bildung und Einziehung von Pseudopodien) beruht, ist noch eine zweite Bewegungsweise zu unterscheiden, die nicht von fibrillären Strukturen abhängt, wenngleich sie auch an feste Strukturen gebunden erscheint. Das ist die langsam schwingende, drehende oder schlagende Bewegung, wie sie bei schlanken, frei ins Wasser vorgestreckten Pseudopodien gewöhnlich beobachtet wird und in gewissen Fällen (*A. radiosa*) direkt an Geißelbewegung erinnern kann. Ich werde hier diese letztere Bewegungsweise als Organbewegung oder überhaupt nur als Bewegung bezeichnen. Die Bewegung des

ganzen Körpers mittelst der Plasmaströmung nenne ich ausschließlich Lokomotion. Die Organbewegung scheint bei den Hyalodromen, wenigstens soweit meine Befunde in Betracht kommen, für die Lokomotion ohne Bedeutung zu sein.

Zunächst sei die fließende Lokomotion betrachtet. Sie wird eingeleitet durch lokales Vorquellen des Ektosarks. Es bildet sich, z. B. bei *A. guttula* oder *limax*, ein lappenförmiger Vorsprung (Lobopodium [Fig. 9]), der entweder an Größe zunimmt und dann auch von Entosark gespeist wird oder wieder einschrumpft, indem das Hyalom nach einem andern Punkt abströmt. Bei *A. guttula* kann man manchmal — nicht immer — direkt beobachten, daß die Bildung eines neuen Pseudopodiums auf Kosten eines andern, bereits vorhandenen sich vollzieht. Dann wird das Entosark nicht in Mitleidenschaft gezogen, der ganze Vorgang ist ausschließlich ans Ektosark gebunden. Immer ist die Beteiligung des Entosarks eine durchaus sekundäre. Bei der Vorströmung des Ektosarks wird früher oder später das Entosark mitgerissen, besonders wenn das Ektosark an sich nur in spärlicher Menge vorliegt oder die Lokomotion einige Zeit lang in bestimmter Richtung andauert, also gewissermaßen ein Pseudopodium unausgesetzt an Länge zunimmt. Das letztere ist vor allem bei *A. limax* häufig zu beobachten und ja von zahlreichen Autoren beschrieben worden; das Tier gleicht gewissermaßen in toto einem Pseudopodium, in dem das körnige Entosark lebhaft vorwärts strömt. Indessen braucht andauernd einsinnige Lokomotion durchaus nicht mit lebhafter Entosarkströmung verbunden zu sein. Schon Bütschli (1880 und 1892) beschrieb für *A. radiosa* Lokomotion unter Bildung eines breiten, dünnen, rein hyalinen Vordersaumes (Fig. 10*a*), wobei das Tier völlig ruhig, ohne wesentliche Formänderung und Entosarkströmung an der Unterlage, etwa am Deckglas, entlang gleitet. Im Ektosark werden Strömungen nicht fehlen, wie schon aus der Bildung kleiner Zacken, auch Falten am Vordersaume hervorgeht; mit Sicherheit sind sie nicht nachweisbar.

Bei *Pelomyxa* und anderen Formen mit spärlichem Ektosark kann sofort mit dem Ektosark auch Entosark in die Pseudopodien, besonders wenn diese sehr breit und umfangreich sind, eintreten. In solchen Fällen beobachtet man am Vorderende des Tiers oder Pseudopodiums einen Ausbreitungsstrom (F. E. Schulze), d. h. die Körnchen, Vakuolen und sonstigen Einlagerungen des Entosarks strömen peripher vom Lokomotionszentrum aus nach rückwärts hin ab, wobei sie jedoch bald — vor der Mitte des Körpers —

zur Ruhe kommen. Bei reichlich vorhandenem Ektosark sieht man kaum jemals Ausbreitungsströme, sondern nur axiale Vorströme des Entosarks, die sofort ihre Richtung wechseln, wenn ein neues Pseudopodium zum Lokomotionsorgan wird, und die, am Ende des Podiums angelangt — das sie durchaus nicht immer erreichen — stocken, bis neue Vorbewegung des Ektosarks eingetreten ist. Hier anzuführen ist das eruptionsartige Vorquellen des Entosarks, wie es besonders bei *A. guttula* (PENARD u. a.) gelegentlich vorkommt und auch von RHUMBLER (1898) für andere Formen erwähnt wird. Es kann uns dies Verhalten nicht überraschen, da ja dem Entosark die gleiche Hyalomsubstanz zugrunde liegt wie dem Ektosark und nur an sie die Bewegung geknüpft ist.

Von besonderer Wichtigkeit war mir die Beobachtung von *A. ranarum* (LIEBERKÜHN, 1854, Dickdarmamöbe des Frosches). Die Bildung der tropfenartig vorquellenden Podien erfolgt, wie bei *A. guttula*, immer plötzlich, ruckweise; man erhält den Eindruck eines lokalen Quellungsvorganges im Ektosark (siehe hierzu jedoch § 19). Es verlängert sich nun ein Pseudopodium nicht immer gleichmäßig, wenn die Lokomotion in entsprechender Richtung erfolgt, sondern sehr häufig quillt ein neuer Tropfen am bereits gegebenen hervor, an diesem wieder ein neuer, und diese Tropfen erscheinen eine Weile, auch wenn in der Außenkontur die Tropfenbildung nicht mehr zum Ausdruck kommt, noch substantiell gesondert, nämlich durch einen stärker glänzenden Saum getrennt, der die Form der einzelnen Tropfen andeutet (Fig. 8*c*). Erfolgt die Pseudopodienbildung nach verschiedenen Seiten hin, so beobachtet man auch die kurzen Rundlappen in gleicher Weise meist deutlich vom übrigen Sark gesondert; erst allmählich verstreichen diese Grenzsäume, indem hier das Sark die gleich leichtflüssige Beschaffenheit annimmt wie im Podium und anderorts. Bei Weiterführung des Vergleichs mit einem Quellungsvorgang erscheint somit das Innere des Pseudopodientropfens als Quellungszentrum, das anstoßende Sark dagegen gewissermaßen durch Flüssigkeitsentziehung verdichtet. Auch die Außenkontur des Podiums besteht aus derart verdichteter Substanz, wie ja ganz allgemein die periphere Ektosarkschicht bei den Amöben eine zähere Beschaffenheit aufweist als die inneren Schichten.

Die fließende Lokomotion ist wohl durchwegs verbunden mit eigentümlicher Verdichtung und Zerklüftung des am Hinterende gelegenen Ektosarks. Zottenförmige Anhänge am Hinterende wurden zuerst genauer von WALLICH (1863) beschrieben, der auf ihre Anwesenheit die Unterscheidung seiner *A. villosa* gründete. Bald han-

delt es sich nur um eine Art Zähnelung des Hinterendes (z. B. bei *A. ranarum*, Fig. 8*a*), bald findet man plumpe oder dünnfadenartige Zöttchen, die nach der Penardschen Monographie (1902) am verbreitetsten zu sein scheinen (z. B. bei *Mastigamoeba aspera*, Schulze, 1875), bald lang pseudopodienartige Anhänge (*A. clavarioïdes* und *fasciculata*, Penard), bald selbst Fäden von beträchtlicher Länge (*Pelomyxa tertia*, Gruber, 1885, und Penard, 1902). In der Ruhe verschwinden die Anhänge und werden bei Neuaufnahme der Lokomotion am jeweilig gegebenen Hinterende neu gebildet; nach Penard sollen sie auch bei plötzlichem Richtungswechsel verstreichen, um am neuen Hinterende wieder aufzutreten. Ich möchte betonen, daß ich bei der sehr beweglichen *A. ranarum* die Anhänge dauernd an einem und demselben Punkt, selbst bei Ruhe, beobachtete, daß hier das Hinterende nicht durch die Lokomotionsrichtung bedingt wurde, vielmehr der mit Zöttchen besetzte Punkt immer früher oder später von selbst ans Hinterende zu liegen kam. Es war der einzige Punkt, an dem niemals Pseudopodien auftraten. Es scheint mir daher nicht unwahrscheinlich, daß das Hinterende eine Region abweichender Beschaffenheit im Ektosark ist, die zur Defäkation in bestimmter Beziehung steht und in ihrem Auftreten von der Lokomotion ganz unabhängig ist. Die Beziehung zur Defäkation war bei *A. ranarum* leicht festzustellen. — Bemerkt sei noch, daß die Schwanzanhänge immer starre Gebilde sind, was ohne weiteres einen Rückschluß auf die zähe Beschaffenheit des Hinterendes gestattet.

Rollende Lokomotion ist bis jetzt mit Sicherheit für *A. verrucosa* und für *Hyalodiscus rubicundus* festgestellt worden. Für letztere Form beschrieben Hertwig und Lesser 1874 eine vollständige Rotation des Ektoplasmas in der Bewegungsrichtung, derart, daß die zunächst dorsal (oben) gelegene Substanz dem Vorderrand zuströmt, dann auf die ventrale (untere) Seite übertritt und auf ihr nach rückwärts strömt. Für *A. verrucosa* hat neuerdings Jennings (1905) durch Zusatz von Ruß zum Wasser die Rotation einwandfrei nachgewiesen. Er zeigte zugleich, daß nicht bloß die periphere Ektosarkschicht, sondern auch die tieferen Zonen mitrotieren. Allerdings gilt dieser Nachweis für die einer Pellicula entbehrende *A. proteus*, in deren Ektosark die außen anhaftenden Rußteilchen einsinken, bei der aber nur von fließender, nicht von rotierender Lokomotion die Rede sein kann. Indessen ist die Rotation der Pellicula von *A. verrucosa* nur durch gleichgesinnte Bewegung des unterliegenden Ektosarks zu erklären. So beobachtete ich

bei dem pelliculatragenden Exemplar von *Mastigamoeba aspera*, daß hier die fließende Bewegung des Ektosarks mit einer entsprechenden Verschiebung der Basalkörner in der Pellicula sowie der aufsitzenden Borsten verknüpft war.

Die rollende Lokomotion erscheint an den Mangel von Pseudopodien gebunden, während mit der fließenden Pseudopodienbildung gewöhnlich Hand in Hand geht. Hand in Hand mit der letzteren geht aber auch ein zeitweises Festhaften des Körpers und der Pseudopodien, längs ihrer unteren Fläche, an der Unterlage, über die sie dahin fließen. Mindestens der Vordersaum des wandernden Tieres liegt der Unterlage innig an, gibt diese Beziehung aber wieder auf, sobald neue Plasmapartien ans Vorderende gelangen. Diese Ablösung ist Bedingung, daß nicht jede fließende Lokomotion in eine rollende umschlägt. Daß letzteres nicht der Fall ist, daß also an der unteren Seite die peripheren Ektosarkteile nicht regelrecht von vorn nach hinten verlagert werden, folgt schon, wie PENARD (1902) mit Recht betont, daraus, daß die Schwanzzotten dauernd bestehen bleiben, während bei echter Rotation ein abweichend beschaffenes Hinterende nicht nachweisbar ist (echte Rotation wird übrigens von PENARD, aber wohl mit Unrecht, in Abrede gestellt). Worauf nun die Anheftung beruht, ist zur Zeit nicht bestimmt anzugeben. Der Nachweis einer klebrigen, fadenziehenden Substanz an der Oberfläche des Körpers, wie er namentlich von VERWORN (1892) und RHUMBLER (1896) für Difflugien, von HOFER (1889) und RHUMBLER (1898) für Amöben geführt wurde, läßt vermuten, daß die Anheftung mittelst Substanzabscheidung (Sekretion) bewirkt wird, die an jedem Punkt der Oberfläche auf bestimmten Reiz hin stattfinden kann. Man hätte dann anzunehmen, daß die Ablösung des Körpers durch Abstoßung des Klebemittels bewirkt wird. — Nach JENSEN (1902) kommt eine Anklebung nicht in Frage, es soll sich vielmehr um Verminderung der Oberflächenspannung handeln. — Ich möchte glauben, daß einfach an der anheftenden Fläche der Verdichtungsreiz entfällt, dem sonst das Hyaloplasma peripher unterliegt und es sich um eine Adhäsionswirkung handelt, ebenso wie bei den Retikulosen die flüssige Perifibrillarsubstanz die Anheftung der Podien, unter gleichzeitiger schwimmhautartiger Ausbreitung, vermittelt. Die Ablösung dürfte dann vermutlich von einem Verdichtungsreiz abhängen, von dem wir ja gar keinen triftigen Grund haben, ihn allein dem angrenzenden Medium zuzuschreiben; unterbleibt doch gerade eine Verdichtung bei den Retikulosen in Berührung mit Wasser. Die Abscheidung einer Klebe-

substanz kann deshalb als überflüssig betrachtet werden; wo sie eintritt, dürfte ein besonderer Reiz auslösend gewirkt haben.

Bewegung (Organbewegung) im eingangs erläuterten Sinne wird an langgestreckten zylindrischen bis fadenförmigen Pseudopodien beobachtet. Sie ist vor allem für *A. radiosa* (und die nahe verwandte *Podostoma* LACHMANN 1858) bekannt, findet sich aber bei allen entsprechend ausgebildeten Formen, z. B. bei *Mastigamoeba*, *Dactylosphaerium*, *A. tentaculata* und vielen anderen, deren Plasma eine zähere Beschaffenheit annimmt. Für *A. radiosa* schildert BÜTSCHLI (1878) leicht schwingende Bewegung der langen, manchmal fast an eine echte Geißel erinnernden Podien. Der Vergleich mit einer Geißel ist um so berechtigter, als diese Podien sich auch nach Art einer Geißel schraubig krümmen (Fig. 10 *b*). Figur 10 *c* zeigt eine extreme schraubige Einrollung. — Auf die Bedingung der Podienbewegung gehe ich hier nicht näher ein, verweise vielmehr auf die Difflugien (§ 10), bei denen sowohl Strömung wie Bewegung besonders günstig zu studieren ist.

In § 10 kommen auch Amöben mit granulärem Ektosark kurz zur Besprechung.

§ 9. Systematisches.

An die naekten Amöben schließen sich in Hinsicht auf die Pseudopodien die beschalten Formen (Testacea) aufs engste an. Unter den Testacea unterscheidet man die Formen mit langen, fadenförmigen und spitzen Pseudopodien als sog. Filosa von den Lobosa, zu welch letzteren (außer den nackten Formen) z. B. die Difflugien und Arcellen gehören. Man stellt nun gewöhnlich die Filosen in enge Beziehung zu den Retikulosen und reiht direkt unter sie auch einige Süßwasserformen (*Gromia fluviatilis* und *Microgromia*) ein, die als echte Retikulosen bezeichnet werden müssen. Formen wie *Leptophrys*, *Diplophrys*, *Plagiophrys*, *Pleurophrys*, *Euglypha*, *Lecytium*, *Trinema*, *Cyphoderia*, *Paulinella* und viele andere sollen mit ihren Pseudopodien den Übergang zu den Filopodien der Retikulosen vermitteln. Indessen muß diese Anschauung durchaus zurückgewiesen werden. Länge, Dünne, Verzweigung (die jedoch immer nur eine geringfügige ist) und spitzes Ende beweisen nichts für den angenommenen Übergang; wesentlich erscheint nur die Anwesenheit und der Mangel eines festen, fädigen Gerüsts in den Pseudopodien. Erstere gilt für die Retikulosen, letzterer für die Lobosen und Filosen (über den Mangel von Fäden bei den Testaceen siehe den folgenden Paragraphen). Allein die Pseudopodien der Retikulosen

sind zweckmäßig als Filopodien, die der Lobosa-Filosa (Amoebozoa) dagegen als Hyalopodien zu bezeichnen. Für die Gruppe Lobosa-Filosa empfiehlt sich daher, wenn die Bewegungsweise gekennzeichnet werden soll, der Ausdruck Hyalodroma; für die Gruppe der Retikulaten der Ausdruck Linodroma.

Auch PENARD (1902 und 1904) unterscheidet die Lobosa-Filosa scharf insgesamt von den Reticulosa in Hinsicht auf die Beschaffenheit der Pseudopodien. Er betont die axial flüssige, peripher zähere Beschaffenheit der Hyalopodien, die außerdem gewöhnlich weder Körnchen führen, noch besondere Neigung zur Verzweigung, vor allem gar keine Neigung zur Anastomosenbildung, haben. Die Filopodien dagegen sind axial zäher als peripher, tragen gewöhnlich Körnchen und neigen zu Verzweigung und Anastomosenbildung. Die Anwesenheit geformter Fäden ist ihm allerdings bei den Foraminiferen entgangen (siehe § 1). — Auch RHUMBLER hat bereits vor PENARD (1898) die gleichen Differenzen erkannt und gewürdigt.

An der Berechtigung, die Lobosa-Filosa als Hyalodroma zusammenzufassen und den Linodromen scharf gegenüberzustellen, kann demnach nicht gezweifelt werden. Anders steht es mit der Frage, ob die Foraminiferen, die sonst immer mit den Hyalodromen eng vereinigt werden (*Amoebozoa*: GROBBEN, Lehrbuch 1904), den Heliozoen und Radiolarien näher stehen als den Hyalodromen und daher mit ihnen zur Gruppe der Linodromen zusammengefaßt werden dürfen. Ich möchte in dieser Hinsicht folgende Stellung einnehmen. Zweifellos ist die Ähnlichkeit der Pseudopodien bei den Foraminiferen und Radiolarien (Retikulosen) kein entscheidender Charakter für die Beurteilung natürlicher Verwandtschaftsbeziehungen. Die Radiolarien stehen den Foraminiferen jedenfalls ferner als den Heliozoen, die sich doch in Hinsicht auf die Pseudopodienbildung von den Retikulosen durch völligen Mangel einer Netzbildung beträchtlich unterscheiden. Wiederum schließen sich die Foraminiferen in Hinsicht auf die Schalenbildung den Testaceen ziemlich innig an, so daß also wohl ihre Vereinigung mit den Hyalodromen und Sonderung von den Heliozoen-Radiolarien Ausdruck natürlicher Verwandtschaftsbeziehung sein dürfte. Besonders *Hyalopus* (§ 2) legt auch in Hinsicht auf die Beschaffenheit der Pseudopodien die enge verwandtschaftliche Beziehung nahe. Indessen lassen sich gegen diese Gliederung der Rhizopoden folgende Gründe geltend machen, die für mich entscheidende Bedeutung haben.

Ich möchte sagen: noch inniger als die Foraminiferen schließen sich die Heliozoen an die Hyalodromen an. Gewisse Formen (siehe § 4)

sind direkt zumeist Hyalodromen, insofern amöboide Bewegung für sie charakteristisch ist, während Bewegung mittelst des Hyaloplasmas bei den Foraminiferen nur eine sehr untergeordnete Rolle spielt. Die Achsenstäbe der Heliozoen erscheinen im allgemeinen als fremdartige Einlagerungen im Hyaloplasma, dem sie nur zur Stütze dienen; ihre Eigenbewegung kommt kaum für die Lokomotion in Betracht. Somit kann man die Heliozoen als höher differenzierte Amöben auffassen; sie sind aus der gleichen Wurzel wie die Foraminiferen abzuleiten. — Der zweite Grund ist ein rein theoretischer. Man hat das Komplizierte gegenüber dem Einfachen in einen Begriff zusammenzufassen, auch wenn das Komplizierte mannigfaltige Ausbildung zeigt. Wenn es als höhere Entwicklungsstufe aufgefaßt werden muß, daß im Sark zwei differente Plasmaarten vorkommen statt einer, so ist diesem Charakter größte Bedeutung beizulegen, dem gegenüber besondere Differenzierungen an Bedeutung verschwinden. Meiner Ansicht nach ist nun die massenhafte Gerüstentwicklung bei den Foraminiferen ein so bedeutsames Faktum, daß es diese Gruppe weit über die Hyalodromen emporhebt und den Radiolarien annähert. Nicht daß die Radiolarien von den Foraminiferen oder umgekehrt abgeleitet werden könnten! Das erscheint mir ausgeschlossen; die Radiolarien erscheinen vielmehr als Fortbildung der Heliozoen oder sind vielleicht auch ganz selbständig aus den Amöben hervorgegangen. Aber es muß doch ihre Zusammenfassung mit den Foraminiferen als eine natürliche Gruppenbildung aufgefaßt werden, da bei beiden die so überaus charakteristische Bewegung durch das gleiche Substrat (Linom) bedingt wird.

Ich halte also die Einteilung der Rhizopoden in Hyalodroma und Linodroma für berechtigt und verwerfe die Vereinigung der Foraminiferen mit den Hyalodromen zu den Amöbozoen. Die Heliozoen sind viel mehr Amöbozoen, als es die Foraminiferen sind. Zur scharfen Sonderung der Hyalodromen von den Linodromen glaube ich mich aber auch deshalb berechtigt, weil die Hyalodromen sich auch als Stammformen der Mastigophoren und der Sporozoen erweisen. Hinsichtlich der Mastigophoren ist das ohne weiteres klar (man denke an Mastigamoeba aspera, § 6); für die Sporozoen ergibt sich die Verwandtschaft gerade in Hinsicht auf die Bewegung aus den Mitteilungen des § 15 im 3. Abschnitt. Eine Gruppe aber, aus der so zahlreiche, im großen ganzen systematisch gleichwertige höhere Gruppen hervorgehen, muß allen diesen letzteren klassifikatorisch scharf gegenübergestellt werden, weil ihre enge Angliederung an eine besondere höhere Gruppe den Sachverhalt sofort verwischt.

Die Verhältnisse liegen ähnlich wie bei den Phyllopoden unter den Krebsen. Auch diese sind Stammformen der höheren Crustaceengruppen, und zwar schließen sich diese Gruppen direkt an ganz bestimmte Einzelformen der Phyllopoden an (GROBBEN 1892). Trotzdem löst man die Phyllopoden nicht auf und gliedert ihre Formen an die Cladoceren, Copepoden und Malacostraken unmittelbar an, sondern stellt sie als einheitliche Stammgruppe allen andern gegenüber. In gleicher Weise hat man meiner Ansicht nach aber auch mit den Hyalodromen (Gymn- und Testamöben) zu verfahren.

B. Thekamöben.

§ 10. Difflugien.

Unter allen Hyalodromen erscheinen die Difflugien am geeignetsten für genaue Erkenntnis der Bewegungserscheinungen. Und zwar nicht allein der Strömungen (Lokomotion), sondern auch der echten Bewegungen (Organbewegung). Die Ursache hierfür liegt in der granulierten Beschaffenheit des Hyaloplasmas, wie sie besonders schön bei verschiedenen Difflugienarten, bei *Nebela collaris* und *Quadrula symmetrica* beobachtet wird. Auch andere Formen haben granuliertes Plasma, so z. B. *Arcella vulgaris, Heleopora picta* und, wie bereits im § 6 erwähnt, auch einige Amöben *(A. fluida* und *laureata)*; sie sind aber entweder minder günstig zu studieren oder seltene Formen, die in dieser Hinsicht noch keine genauere Darstellung erfuhren. Für beide Amöben gibt z. B. PENARD (1902) an, daß sich die Granulationen in lebhafter molekularer Bewegung befinden. Speziellere Mitteilungen liegen nur für die Difflugien und *Quadrula* (F. E. SCHULZE) vor. Ich selbst untersuchte vor allem zwei Difflugienarten *(D. lobostoma* und *acuminata)*, außerdem die erwähnte *Nebela,* sowie *Arcella.* Die Bedeutung der Granulierung liegt nun in erster Linie darin, daß sie uns über den Verlauf der Strömungen, ihr Entstehen und Stocken, ausgezeichneten Aufschluß gibt. Ich erwähne sogleich, daß in dieser Hinsicht noch keine eingehenden Mitteilungen über die Granulationen vorliegen; die nachfolgende Schilderung beruht also fast ausschließlich auf eigenen Befunden.

Das Ektosark der Difflugien (und verwandten Formen, die ich hier summarisch unter diesen Namen miteinbeziehe) ist nur am Vorderende (Mündungspol) des Tieres reichlich entwickelt und sendet von hier die Lobopodien aus, deren Zahl bei den verschiedenen Arten sehr verschieden ist. In Umgebung des in der Schale ge-

legenen Entosarks bildet es nur ein dünnes, oft nicht unterscheidbares Häutchen, sowie die Epipodien, mittelst deren der Körper in der hinteren Region an der Schale festhaftet (über die Epipodien siehe zum Schluß). Das Hyaloplasma (auch des Entosarks, wie sich bei *Arcella* konstatieren läßt) ist nicht homogen, wie sonst fast allgemein bei den Hyalodromen, sondern von feinsten Körnchen erfüllt, die sich in lebhafter Molekularbewegung befinden. Mit der Entosarkkörnelung haben diese Granulationen nichts zu tun, wie ich ausdrücklich betone. Das Entosark ist gerade bei den beschalten Formen sehr scharf vom Ektosark gesondert und wenn Körnchen aus ihm ins Ektosark eintreten, so sind sie von der Granulierung leicht durch Glanz und Größe unterscheidbar. Um daher jeder Verwechslung von beiderlei Einlagerungen vorzubeugen, werde ich die im Ektosark befindlichen Teilchen immer nur als Granulation oder Granula, die Teilchen des Entosarks dagegen als Körner oder Körnchen (Chondren) bezeichnen. Die Größe der Granula ist bei einer und derselben Art immer die gleiche, dagegen bei verschiedenen Arten verschieden. Relativ große Granula, die mit starken Vergrößerungen gut in ihrer molekularen Bewegung unterschieden werden können, haben *D. lobostoma, Nebela collaris* und nach der SCHULZEschen und ZUELZERschen Darstellung *Quadrula symmetrica* und *Diffl. urceolata*. Sehr kleine Granula dagegen, die gerade noch als Trübung des Plasmas, als ein feiner Staub. bei stärksten Vergrößerungen wahrgenommen werden, kommen *Diffl. acuminata* zu. Bei den übrigen erwähnten Formen dürfte die Granulierung eine relativ grobe sein. — Bei der Pseudopodienbildung verhält sich die Granulierung in folgender charakteristischer Weise (die Schilderung bezieht sich in erster Linie auf *D. lobostoma*).

Die Granula liegen in einer homogenen Intergranularsubstanz, die gewöhnlich am freien Rande des Ektosarks sich reichlicher anhäuft, ohne daß jedoch eine scharfe Grenze zur Granulierung gegeben wäre. Die Pseudopodienbildung wird nun in der Regel durch plötzlichen ruckartigen Vorstoß allein der Intergranularsubstanz (Fig. 11 *a, c*) eingeleitet, die, ganz wie das Ektosark bei den Amöben, bruchsackartig vorquillt, wobei erst sekundär die Granulationen in den homogenen Tropfen einströmen. Manchmal erreicht ein Lobopodium bereits eine ansehnliche Länge (etwa viermal länger als breit), ehe dieses Nachströmen eintritt (Fig. 11 *a*). Wächst das Podium kontinuierlich, so erreichen bald die strömenden Granula in lockerer Anordnung das freie Podienende und werden hier von den folgenden Granulationen in periphere Lage gedrängt, wo sie liegen

bleiben, nur selten ein kurzes Stück in Art eines Ausbreitungsstromes zurückströmen. Der äußerste Saum des Podiums, der sich durch seinen Glanz von der übrigen homogenen Substanz meist deutlich abhebt, bleibt von Granulationen frei; niemals findet etwa eine Verdichtung der granulierten Substanz zu einer zähen dichten homogenen Rindenschicht statt, vielmehr ist letztere stets Produkt der Intergranularsubstanz.

Folgende Tatsachen erscheinen mir von besonderer Wichtigkeit. Wenn bei Bildung eines Podiums die Intergranularsubstanz vorströmt, setzt sie sich zunächst scharf von den Granulationen ab, die sich an der Grenze dichter anordnen und auch die Molekularbewegung vermissen lassen (Fig. 11 *a* und *c*). Erst beim Vorstrom der Granulation verwischt sich diese Grenze. Sehr klar beobachtet man diese Verhältnisse, wenn bei Abschluß der Bildung eines Podiums, unmittelbar vor Beginn der Reaktion, seitlich kurze Vortreibungen an ihm entstehen (Fig. 11 *b*), die selten größere Länge erreichen, dafür oft das ganze Podium überdecken (Fig. 12 *b*), so daß es von Buckeln übersät erscheint. Breitet sich die Vorquellung der Intergranularsubstanz, wie häufig der Fall, über das ganze Podium aus, so zeigt dies alsdann eine scharf begrenzte granulierte Achse (Fig. 11 *d*), die sich in größere Seitenäste des Podiums fortsetzen kann. Es kommen dabei kreuzförmige Figuren, wie Figur 11 *e* sie darstellt, zustande. Die Granula liegen in der Achse dichter gedrängt als zunächst im Podium, was sich aus der Vorquellung der Intergranularsubstanz ohne weiteres erklärt.

Die eigenartige Tropfenbildung an den ausgestreckten Pseudopodien, die sich zur Kontraktion anschicken, wurde bereits von Verworn (1892) für Difflugien beobachtet, hier aber nur als Reaktionsvorgang auf mechanischen Reiz (Erschütterung) beschrieben. Der erwähnte Achsenstrang zieht sich nach ihm rascher zurück als die homogene Außensubstanz, so daß letztere gelegentlich abgestreift wird. Nach Penard (1902) ist die Tropfenbildung bei Reaktion der Podien besonders für *D. capreolata* charakteristisch, wurde aber auch bei anderen Formen beobachtet. Ich selbst fand sie nicht bei allen Exemplaren von *D. lobostoma* und überhaupt wenig ausgeprägt bei den anderen Formen; bei einzelnen Lobostomen war sie dagegen immer festzustellen. Manchmal zeigte sich in der granulierten Podienachse eine Art longitudinaler Zerklüftung, die an Fibrillenstruktur erinnerte, natürlich aber nur eine vorübergehende Struktur repräsentierte.

Während somit die Strömung des Ektosarks in innigster Beziehung zum Verhalten der Hyalomgranulation steht — eine Tat-

sache, die für das Verständnis der Lokomotion bei den Hyalodromen von der allergrößten Bedeutung ist (s. § 20 in Abschnitt 4) — fehlt jegliche Beziehung zur Bewegung der Podien, die bei allen Testaceen sehr schön beobachtet werden kann. Wenn ein ausgestrecktes Podium sich krümmt oder langsam schlagende Bewegung ausführt, dauert im Innern der molekulare Tanz der Granulation an. In Ruhe befindet sich die periphere Schicht des Podiums, die, wie bereits erwähnt, allein von Intergranularsubstanz gebildet wird. Daß diese Schicht von fester Beschaffenheit ist, ergibt sich auch daraus, daß Granula, die mit ihr in Berührung kommen, ihren molekularen Tanz einstellen und die Ruhelage einnehmen. Es kann nun wohl keinem Zweifel unterliegen, daß an diesen vorübergehend auftretenden festen Grenzsaum, der natürlich bei der Bildung von Seitenzweigen oder bei der Retraktion des Podiums sich wieder verflüssigt, die Bewegungen der Podien gebunden sind. Das folgt mit Notwendigkeit schon aus der Zartheit so vieler Testaceenpodien, die oft an Dünne mit Fäden wetteifern (z. B. bei *Euglypha, Cyphoderia* usw.). Hier ist eine flüssige Innensubstanz, deren Strömung Wachstum und Einziehung der Podien vermittelt, nur spurenhaft vorhanden, jedoch, besonders wenn Entosarkkörnchen gelegentlich in das Podium eintreten, mit Sicherheit nachweisbar. Gerade diese sehr zarten Hyalopodien, die die Gruppe der Filosa charakterisieren, sind aber durch große Beweglichkeit, nicht selten auch durch die Fähigkeit sehr schneller Kontraktion (z. B. bei *Paulinella chromatophora*, Lauterborn 1895) ausgezeichnet; von *Cyphoderia* ist das plötzliche Zusammenfließen der Podien zu Tropfen oder schnelle spiralige Kontraktion bekannt (Hertwig und Lesser 1874).

Auch für die Epipodien ist teilweise feste Beschaffenheit wenigstens in jenen Fällen anzunehmen, wenn der vordere Körperteil auf Reiz hin blitzschnell in die Schale zurückgezogen werden kann. Man beobachtet das z. B. bei *D. acuminata*, die deshalb schwer ausgestreckt zu konservieren ist, und bei *Hyalosphenia*, deren Epipodien nach Penard (1902), was ihre Konsistenz anlangt, direkt an die Achsenfäden der Heliozoen erinnern.

Bei der Fixierung der Difflugien verändert das Ektosark sein Aussehen sehr wenig (siehe dagegen weiter unten die Schilderung von den Amöben). Überrascht man die Tiere mit heißem Sublimat, was die besten Resultate — bei *D. acuminata* überhaupt allein ein Fixierungsresultat für die Pseudopodien — ergibt, so erscheint die Granulierung nicht dichter oder gröber als erst, nur minder gleichmäßig verteilt, insofern netzige Verklebungen der Granula auf-

treten, welche Gerüststrukturen, auch Vakuolen, vortäuschen oder direkt bilden können. Daß es sich hierbei um Gerinnungserscheinungen handelt, ist ohne weiteres klar. Zwar hat vor allem M. Zuelzer, im Anschluß an Bütschlis Angaben über Wabenstruktur bei den Amöben, auch für das Ektosark der *Diffl. urceolata* Wabenstruktur beschrieben, daß diese aber intra vitam nicht vorhanden ist, ergibt sich direkt aus der Molekularbewegung der frei im Pseudopodium strömenden Granulation, die in Form und Verhalten ohne Schwierigkeit (wenn das Podium dem Deckglas anliegt) zu untersuchen sind. Nehmen wir an, daß die Granula in den Knotenpunkten eines äußerst feinen Schaumes gelegen seien, so könnten sie nicht so lebhaft molekular tanzen, als es tatsächlich der Fall ist. Auch müßten sie weiter voneinander abliegen, als man es beobachtet (in Fig. 11 *b* ist die Verteilung der Granula sehr genau eingezeichnet). Aber auch am konservierten Material sieht man Verbindungen zwischen den Granula immer nur außerordentlich zart angedeutet und der Unterschied solcher Gerinnselstruktur zu einem echten gerüstigen Netz (Fig. 14—17) von Infusorien oder gar zu einem Wabenwerk ist in die Augen springend.

Immerhin ergibt sich aus den Präparaten, daß Verbindungen zwischen frei intra vitam präexistierenden Granula bei der Konservierung auftreten können, was jedenfalls eine bemerkenswerte Tatsache ist. Ich kann darin nur ein besonders eklatantes Hervortreten einer auch den lebenden Granula zukommenden Eigenschaft, nämlich des Vermögens, untereinander bestimmte räumliche Beziehungen einzugehen, erkennen. Denn wie in § 20 genauer dargelegt werden wird, handelt es sich bei den Annäherungen der Granula, wie sie Fig. 11 *b, c, d* und *e* zeigen, um aktive Erscheinungen, die von den Granula selbst bedingt werden. Da nun zugleich die Granula ihren molekularen Tanz aufgeben, so dürfte mit der Annäherung eine Formveränderung, etwa eine Art Fortsatzbildung gegen die benachbarten Granula hin verbunden sein. Ich konnte von solchen Fortsätzen intra vitam granularum nichts erkennen, indessen dürfte es sich um sehr zarte Brücken handeln, die mikroskopisch gar nicht unterschieden werden können, die aber bei der Fixierung deutlicher hervortreten — vielleicht werden sie auf den heftigen Fixationsreiz hin stärker ausgebildet — und dann die netzige Gerinnselstruktur bedingen (siehe dazu auch § 5).

Die homogenen Säume des Difflugienektosarks und die Tropfen bei Einleitung oder Rückgängigmachung der Pseudopodienbildung zeigen am fixierten Material Strukturen, die also erst durch die

Reagentienwirkung entstehen. Platte Säume, z. B. von *Arcella*, können ganz homogen bleiben oder doch nur lokal Verdichtungen aufweisen; in anderen Fällen jedoch und vor allem in den Tropfenbildungen von *D. lobostoma* treten lockere Gerinnsel auf, deren granuläre Elemente zarter sind als die vitale Granulation. Der homogene Grenzsaum tritt nun auch besonders deutlich hervor (siehe hierzu die anschließenden Mitteilungen über die Amöben).

Wie bereits in § 6 und eingangs dieses Paragraphen erwähnt wurde, kommt Granulierung auch dem Hyaloplasma mancher Amöben zu. Ich untersuchte *A. fluida*, über die schon Penard 1902 entsprechende Angaben macht, und *A. radiosa* (marin), die sich in mancher Hinsicht interessant erwies. Bei *A. fluida* erscheint das Hyalom leicht getrübt und zeigt unter stärksten Vergrößerungen kleine Granula, die lebhaft strömen und molekular tanzen. Solcher Tanz gilt übrigens auch für die Entosarkkörnchen im vordersten Körperbereich, während rückwärts das Sark in Ruhe erscheint oder nur schwache Strömungen aufweist. Überhaupt ist eine scharfe Grenze zwischen Granulierung und Körnelung nicht zu ziehen; beiderlei Einlagerungen gehen auch der Größe nach ineinander über. Dasselbe gilt auch für die marine *A. radiosa*, bei der die Körnelung sich weiter auf die Pseudopodien ausbreitet als bei der Süßwasserform und, wie es scheint, zum Teil als allgemeine Plasmagranulierung aufzufassen ist, deren Beziehung zur Pseudopodienbildung, in ähnlichem Sinne wie bei den Difflugien, aus Fig. 10 *d* und *e* hervorgeht.

Bei dieser Gelegenheit will ich betonen, daß funktionell, nämlich in Hinsicht auf die Pseudopodienbildung, auch die Entosarkkörnelung manch anderer Amöbenformen sich an die Granulierung der Difflugien anschließt. Die oft zu beobachtende Tatsache, daß in die Pseudopodien, z. B. der *A. guttula*, das Entosark erst nach einer verschieden langen Frist einströmt, erscheint mir erschöpfend deutbar nur durch Annahme willkürlichen Verhaltens der Körner. Somit würde sich die verwandtschaftliche Beziehung der Körner zu den Granula inniger gestalten, als man allein aus den Erfahrungen an den Difflugien schließen möchte. Ich werde auf diesen Punkt in § 17 und 20 zurückzukommen haben.

Bei *A. fluida* sieht man nicht selten am Vorderrand eine zu diesem konzentrische Streifung des Ektosarks (Fig. 13 *a*), die auf Anordnung der Granula zurückzuführen ist. Das ergibt besonders klar konserviertes Material, das strukturell sich wenig verschieden gegen das lebende erweist, nur ist alles deutlicher zu sehen und so tritt auch die konzentrische Anordnung schärfer hervor (Fig. 13 *b*).

Hinsichtlich fixierter mariner Radiosen ist zu erwähnen, daß auch in den ungranulierten Pseudopodienabschnitten zarte Gerinnsel auftreten, nur die Endabschnitte erscheinen nach wie vor homogen. Auf solche Gerinnsel möchte ich, wie bereits in § 6 erwähnt, die Angaben Bütschlis (1892) einer Wabenstruktur bei *A. radiosa* zurückführen. Ein mir unerklärlicher Punkt bleibt nur die Angabe „vitaler" Wabenstruktur bei der Süßwasserradiosa, die feinerer Granulationen entbehrt, so daß also alle mir möglich erscheinenden Grundlagen für die mikroskopische Wahrnehmung einer maschigen Struktur entfallen und ich mir absolut nicht vorstellen kann, durch welche Faktoren Bütschli getäuscht wurde.

§ 11. Struktur des Hyaloplasmas.

Die von den Difflugien und einigen Amöben beschriebene Granulierung des Hyaloplasmas ist als dessen Eigenstruktur aufzufassen und demnach im allgemeinen von der Körnelung des Entosarks wohl zu unterscheiden. Ich habe bereits betont, daß trotzdem in jeder Hinsicht eine innige Verwandtschaft der Granulierung zur Körnelung vorzuliegen scheint, die in § 17 noch weiter zu diskutieren sein wird; für die Beurteilung des Hyaloplasmas im allgemeinen kommt jedoch die Körnelung für uns nicht in Betracht und wird deshalb im folgenden vernachlässigt werden. Es frägt sich nun, wie das granuläre Hyalom der Difflugien zum homogenen der Amöben und vieler andern Testaceen in Beziehung gebracht werden kann. Fehlt dem homogenen Hyalom eine Granulierung ganz oder ist sie nur von submikroskopischer Feinheit, so daß sie am lebenden Objekt selbst mit den stärksten Vergrößerungen nicht unterschieden werden kann?

Diese Frage ist leicht und mit Sicherheit zu beantworten. Auch den Formen mit homogenem Hyalom fehlt die Granulierung nicht, ist jedoch eine submikroskopische. Erstens gibt es Übergänge zwischen dem granulierten und homogenen Zustand; wie schon erwähnt, sind die Granula bei *D. acuminata* derart fein, daß sie nur als eine Art Nebel erkannt werden können. Bei *Hyalopus dujardini* (siehe unter Linodromen, § 2) kann zweitens das homogene Hyalom auf Reiz hin, intra vitam, granulär gerinnen, wobei eine Auflösung der Granula nach einiger Zeit, wenn auch nicht sicher erwiesen, doch sehr wahrscheinlich ist. Was bei *Hyalopus* bereits auf Reiz hin (nicht immer! vermutlich bedarf es eines spezifischen Reizes) eintritt, das tritt nun drittens bei allen Formen mit homogenem Hyalom bei der Fixierung oder auch beim Absterben (durch Druck

oder Wasserentziehung) stets ein. Zusatz der verschiedensten Reagentien (Sublimat, Alkohol, Formol, Pikrinsäure u. a. mehr) bringt das Hyaloplasma momentan zur Gerinnung, so daß der Gegensatz von Ekto- und Entosark wie mit einem Schlage aufgehoben erscheint, da in dem granulären Gerinnsel die Entosarkkörnchen, wenn sie geringe Größe besitzen, ganz verschwinden.

Der bei Fixierung im Hyalom auftretende gerinnselige Niederschlag kann nichts anders sein als Vergröberung einer Struktur, die auch in der homogenen lebenden Substanz enthalten sein muß. Das läßt sich durch folgende Beobachtungen beweisen. Auch das homogene Plasma ist ersichtlich lokal von verschiedener Dichte. Es wurde bereits im § 8 auf die Hyalombeschaffenheit von *A. ranarum* bei der Pseudopodienbildung hingewiesen. Ein lappen- oder halbkreisförmiges Pseudopodium zeigt gegen außen hin eine Verdichtungszone (Rinde), ist aber auch vom übrigen Ektosark mehr oder weniger deutlich durch einen stärker glänzenden Streifen begrenzt, der unscharf in die mattere Substanz des Podiums übergeht (Fig. 8 *c*) und allmählich undeutlich wird. Gleiches kann man auch an Pseudopodien andrer Formen (*A. guttula, radiosa* u. a. mehr) beobachten. Fixiert man ein Tier in solchem Zustand, so erscheint die auftretende Granulation lokal von verschiedener Dichte. Dicht granulär (Fig. 13 *b*) oder sogar ganz homogen als stark glänzender Saum (Fig. 8 *d*) erscheint die Rinde; dicht geordnet sind ferner die Granulationen an den glänzenden Innenkonturen des Podiums, locker dagegen im Innern des Podiums. Somit ist der besonders lebhafte Glanz eines Podiums an den betreffenden Stellen auf die besondere Dichte der submikroskopisch vorhandenen granulierten Substanz zurückzuführen; an den matteren Stellen überwiegt die Intergranularsubstanz an Menge.

Die Intergranularsubstanz kommt, wie mir scheint, bei Einwirkung von Pikrinsäure isoliert zur Darstellung. Fixiert man eine Amöbe aus dem Froschdarm mit Pikrinsäure, so gerinnt sofort das homogene Hyaloplasma granulär. Nach einiger Zeit tritt seitlich ein (selten zwei) Tropfen hervor, der die glänzende, granulär geronnene Hyalomrinde sprengt, an Größe zunimmt, bis er fast zwei Drittel des Amöbenumfangs gleichkommt und sich dann vom Tier ganz ablöst. Zum Vakuoleninhalt des getöteten Tieres steht dieser Tropfen in keiner Beziehung, auch unterscheidet er sich optisch durch schwachen Glanz vom Wasser, mit dem er sich nicht direkt mischt. Allmählich tritt in ihm eine Entmischung auf. Es sondert sich eine dünne zähere Rinde, die aber die Hyaloplasmarinde

bei weitem nicht an Glanz erreicht, vom matten Inhalt, der nun unter Zerbröckelung jener sich mit dem Wasser mischt, wobei der Tropfen unsichtbar wird. Bei dem ganzen Prozeß kann es sich wohl nur um Verquellung der intergranularen Substanz handeln, die sich bei der Volumzunahme von der granulierten Substanz sondert. Vielleicht gibt die hier mitgeteilte Methode ihrer Isolation ein Mittel zur näheren chemischen Untersuchung an die Hand.

Fasse ich jetzt die mitgeteilten Befunde über das Hyaloplasma der Hyalodromen zusammen, so ergibt sich folgendes. Das Hyaloplasma besteht aus einer granulären und aus einer homogenen, flüssigen Substanz. Die Granulationen sind zumeist von solch außerordentlicher Feinheit, daß sie mikroskopisch intra vitam nicht nachweisbar sind. In relativ wenigen Fällen kann man sie mit stärksten Vergrößerungen andeutungsweise oder deutlich unterscheiden. Wie es scheint, finden sich Übergänge zur Entosarkkörnelung, deren Elemente nichts anderes als besonders große Granula darstellen dürften. Die bei der Fixierung im intra vitam homogenen Plasma hervortretenden Granulationen sind wohl Verklebungsprodukte der submikroskopischen Teilchen. Wenigstens läßt sich Neigung zur Verklebung bei der Fixierung (und andeutungsweise auch intra vitam) an den größeren Granulationen der Difflugien nachweisen.

Über die intragranuläre Substanz kann hier nichts weiter ausgesagt werden, als daß sie in verschiedener Menge zwischen den Granulationen auftreten kann und diese Differenz vom Einfluß der Granula abhängt. Siehe Genaueres in § 17, Abschnitt 4.

3. ABSCHNITT.

Infusorien, Gregarinen und Metaphyten.

In diesem Abschnitt vereinige ich Befunde an verschiedenen Protistengruppen sowie an Metaphyten, da meine Untersuchungen an diesen Organismen viel lückenhafter als die an den Linodromen und Hyalodromen sind. Vor allem gilt das für die Gregarinen und Metaphyten, deren nur je eine Form zur Besprechung kommt. Von Infusorien wurde eine größere Zahl untersucht, von denen sich aber nicht alle zur genaueren Darstellung günstig erwiesen. Zunächst gehe ich auf die Infusorien ein.

A. Infusorien.

Am Infusorienkörper wird, wie bei den Amöben, ein Ektosark vom Entosark unterschieden (BÜTSCHLI). Während das Entosark im allge-

meinen sehr gleichartig ist und als flüssige, oft strömende, schaumig struierte Masse mit eingelagerten Körnern, Vakuolen und Kernen beschrieben wird, weist das Ektosark beträchtliche Differenzen hinsichtlich seines strukturellen Aufbaues auf. Es besteht, den vorliegenden Angaben entsprechend, bald nur aus einer Pellicula, bald aus einer solchen mitsamt angrenzender Alveolarschicht, bald aus einem dichten homogenen Saum, bald aus einer Pellicula mit unterliegendem, wabig struierten Kortikalsark, bald aus Pellicula, Alveolarsaum und Kortex zusammen. Ausschließlich eine Pellicula kommt z. B. *Chilodon* zu; Pellicula und Alveolarsaum finden sich bei *Prorodon* und *Bursaria;* Pellicula und Kortikalplasma bei *Paramaecium, Carchesium* und *Spirostomum;* ein einfach homogenes Ektoplasma zeigen *Stentor* und *Nyctotherus;* zu dieser homogenen Grenzschicht gesellt sich noch ein Kortikalplasma bei *Opalina* (Beispiele zitiert nach N. Maier). Für nicht wenige Formen liegen differente Angaben vor; so sollen z. B. Paramaecium und Stentor nach Bütschli einen Alveolarsaum besitzen, er wird jedoch von verschiedenen Autoren in Abrede gestellt.

Von fädigen und fibrillären Strukturen des Ektosarks ist, außer den hier nicht näher zu berücksichtigenden Myonemen, bis jetzt nur wenig bekannt geworden. So wurden fibrilläre Fortsetzungen der Cirren bei *Stylonychia* bereits 1880 von Engelmann beobachtet und bis ins Entosark hinein verfolgt (siehe auch Prowazek, 1902). Die Membranellen der adoralen Zone bei Heterotrichen und Hypotrichen sitzen auf Basallamellen auf, die sich in Endfibrillen ausziehen können; bei *Stentor* vereinigen sich diese Endfibrillen der adoralen Membranellenzone zu einer Basalfibrille, welche parallel zur Oberfläche im Entosark verläuft (Schuberg u. a.). Für *Bursaria* gelten ähnliche Verhältnisse (Schuberg u. a.), auf die hier, wie auch auf die homologen Strukturen anderer Formen, nicht näher oder nur nebenbei eingegangen werden wird. Für Wimpern wurden Wurzelapparate — wie die erwähnten Bildungen, die als Stützorgane zu deuten sind, bezeichnet werden — bis jetzt nicht mit Sicherheit dargestellt. Bütschli gibt 1887, pag. 1327 an, daß er bei *Condylostoma patens* feine Fädchen sah, die vom Myonem zur Wimperbasis aufstiegen, und schildert für *Stentor* etwas ähnliches, an dessen Realität er später aber wieder zweifelhaft wurde.

Ganz allgemein scheinen den Wimpern, Cirren, Tastborsten, Membranellen und undulierenden Membranen Basalkörner oder Summen solcher (Basalsäume) zuzukommen, die den Basalkörnern der Wimpern und Geißeln bei Metazoenzellen homolog sind. Be-

sonders N. Maiers schöne Untersuchungen haben in dieser Richtung unsere Kenntnisse wesentlich bereichert. Immer handelt es sich um je ein Korn an Basis einer Cilie; Diplochondren wurden nicht beobachtet.

Aus den mitgeteilten Befunden geht hervor, daß feste Gerüststrukturen im Sark der Infusorien entweder ganz fehlen oder doch nur eine ganz bescheidene Rolle spielen, d. h. allein zur Verankerung von größeren einheitlichen Wimperkomplexen (Membranellen, Cirren) Verwendung finden. Da nun meinen und vieler anderer Autoren Erfahrungen gemäß in flimmernden Metazoenzellen eine auffällige Beziehung der Cilien zum fädigen Gerüstbau des Sarks besteht, derart, daß entweder alle Gerüstfäden oder wenigstens ein Teil derselben (gelegentlich nur einer: Zentralwimperzellen) sich in Cilien fortsetzen und von einem außerdem vorhandenen wabigen Gerüst im Sinne Bütschlis nichts nachweisbar ist, so erschien es mir wünschenswert, einige Ciliatenformen selbst genau zu studieren, um die Verwandtschaft oder Differenz beider Sarkarten in Hinsicht auf die berührten Punkte aus eigener Anschauung kennen zu lernen. Im folgenden kommen zur Besprechung Befunde vor allem an *Opalina ranarum*, *Balantidium coli*, *Nyctotherus cordiformis*, *Bursaria truncatella* und *Stentor coeruleus* (und *polymorphus*). Andere Formen, die ich hier nicht näher aufzählen will, werden nur in Hinsicht auf die eine oder andere Frage gestreift. Ich beginne mit der Darstellung des Sarkgerüstes; das Hyaloplasma und die kontraktilen Vakuolen finden später Berücksichtigung.

§ 12. Gerüst (Linom).

Bei *Opalina ranarum* (Fig. 14) ergab sich ein überraschender Befund. Alle Wimpern (deren Basalkörner bereits von N. Maier beschrieben wurden) setzen sich in mit Eisenhämatoxylin schwärzbare Fäden fort, welche das kortikale Sark in meist schiefer Richtung durchsetzen und ins Entosark eintreten. Wie es scheint, vereinigen sich die Wurzeln mehrerer Cilien oft zu einheitlichen Fäden, deren Verlauf ein nur schwach gewundener ist. Von solchen Fäden, die nicht selten auf lange Strecken verfolgt werden können, ist das Entosark reich durchsetzt. Wie sie im Innern enden, konnte nicht ermittelt werden; auch nicht ob sie wieder zur Peripherie zurückkehren. Mit überkreuzenden Fäden treten sie in direkte Verbindung und gelegentlich sieht man von ihnen unter spitzem Winkel abgehende Zweige, welche Bilder wohl Aufteilung in die in ihnen enthaltenen Unterelemente repräsentieren. Die zahlreichen Kerne

erscheinen an ihnen befestigt, ebenso die großen scheibenförmigen Körner, die ZELLER entdeckte.

Die erwähnten Fäden, die bis jetzt ganz unbekannt blieben, repräsentieren Stützfibrillen, wie sie ja in Wimperzellen der Metazoen weit verbreitet sind. Neben ihnen kommen noch zartere Fäden vor, die wohl als Elementarfäden gedeutet werden dürfen und die nicht zur Wimperung in Beziehung stehen. Sie bilden ein überaus zartes netziges Gerüst (Fig. 14 *b*), das besonders dicht im Ektosark (Fig. 14 *c*) entwickelt ist und bis jetzt (BÜTSCHLI, MAIER u. a.) als Wabenwerk gedeutet wurde. Daß es sich nicht um Wabenwandungen handelt, legt schon die leicht konstatierbare[1]) Anwesenheit der Stützfibrillen nahe, ergibt sich aber auch aus direkter Beobachtung. Man sieht die feinen Fäden, wenn quergeschnitten, in Höhe und Tiefe weiterlaufen und konstatiert alle Übergänge zu den Fibrillen. Allerdings ist das Ektosark der ungünstigste Ort zur Entscheidung der Strukturfrage, da hier die Maschen am engsten und ihre Lücken durch eine homogene dichte Substanz ausgefüllt sind, die die Unterscheidung der Fäden überhaupt erschwert. Im Entosark aber läßt sich die Netzbildung der Fäden, die mit voller Bestimmtheit als solche hervortreten, unschwer erkennen. An den Netzknoten sieht man eine kornartige Schwellung der Fäden; um echte Körner handelt es sich dabei nicht.

Die Elementarfäden des Kortikalsarks verlaufen bei weitem nicht immer senkrecht zur äußeren Kontur und von einem echten Alveolarsaum kann nicht die Rede sein (gegen BÜTSCHLI). Sie dürften wohl in Beziehung zu der eigenartigen Skulptur der Oberfläche zwischen den Cilienstreifen (Fig. 14 *d*) stehen, die von N. MAIER richtig dargestellt und bereits von ZELLER gesehen wurde. Es handelt sich um feinste Längsleisten, deren etwa vier oder fünf auf den Zwischenraum zwischen zwei Cilienstreifen kommen. Bei Flächenbetrachtung treten deutlicher als diese Längsleisten Querlinien hervor, deren Anordnung, wie es scheint, unabhängig von den Basalkörnern benachbarter Cilienstreifen ist. Die Längsleisten ziehen über diese Querlinien hinweg; wahrscheinlich entspricht jedem Kreuzungspunkt das Ende eines Elementarfadens, der sich wohl in die Leisten fortsetzen dürfte; indessen konnte diese Frage nicht sicher entschieden werden.

Die hier mitgeteilten Befunde sind von fundamentaler Wichtigkeit. Sie stellen den ersten unanfechtbaren Nachweis eines echten

---

[1]) Das Material war in Formol-Osmiumsäure und in Formol-Salpetersäure konserviert.

Gerüsts bei Infusorien dar. Daß es sich um ein Linom handelt, nicht bloß um eine Gerinnselbildung, wie sie die bei der Fixierung entstehenden Amöbengerüste repräsentieren, ergibt sich aus der Beziehung der Fäden zu den Wimpern und ferner direkt aus dem mikroskopischen Bild, das an Klarheit nichts zu wünschen übrig läßt. Die Fäden sind deutlich individualisierte Gebilde und die Netzknoten erscheinen als unwesentliche Verdickungen, während umgekehrt an den Gerinnselgerüsten die Granula die Hauptsache sind und die Verbindungen von nebensächlicher Bedeutung. Ich fasse überhaupt die Netzbildung als eine vorübergehende Erscheinung auf, glaube also, daß die Verbindungen sich beliebig bilden und lösen können. Der Faden ist hier das Primäre, bei den Gerinnseln ist es dagegen das Granulum. Diese Anschauung wird durch die Befunde an *Balantidium* (siehe unten) weitgehend gestützt. Hinsichtlich meiner Darstellungen betone ich noch, daß sie genau mit dem Zeichenapparat ausgeführt sind und von der Fibrillenanordnung und Verknotung (Maschenweite) ein durchaus exaktes Bild geben. Der Gegensatz dieser Strukturen zu einem echten Wabenwerke ist in die Augen springend.

Bei *Nyctotherus cordiformis* Ehrbg. liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei *Opalina*. Auch hier — und hier sogar vielfach noch günstiger — lassen sich Wimperwurzeln erkennen (Fig. 15*a*), die in ein fädiges Gerüstwerk des Entoplasmas übergehen. Die Elemente dieses Fadenwerkes sind durchwegs zarter als die stärkeren Fibrillen bei Opalina, bilden aber ein lockereres Maschenwerk als die Elementarfäden letzterer Form; Überkreuzungen der Fäden sind sehr schön festzustellen, von einem Wabenwerk ist nichts zu sehen. Viele Wimperwurzeln vereinigen sich zu derberen, gestreckten Fibrillen oder Fibrillenbündeln, die von einer der platten Seitenflächen zur andern sich ausspannen oder auch an den langen Schlund, bzw. an den Kern herantreten. Sie wurden bereits 1903 von Bezzenberger beschrieben. Durch solche Fibrillenzüge erscheint die eigenartige Körperform gewahrt.

Von weiteren Struktureinzelheiten seien folgende erwähnt. Nach N. Maier gibt es ein 3—4 μ dickes, homogenes Ektosark (sog. Cuticula, nach Bütschli gleich Pellicula plus Alveolarschicht), das als Äquivalent außer von Pellicula und Alveolarsaum auch von Kortikalsark gedeutet wird und die Basalkörner enthalten soll. Ich finde nur eine Pellicula, die zwischen den längsverlaufenden Cilienreihen durch nicht überall deutlich erkennbare quergestellte, feine Rippen verdickt wird. Ob jeder Cilie einer Reihe

eine Rippe entspricht, war nicht festzustellen. — Sehr kompliziert gebaut ist der lange, regelmäßig bogig gekrümmte und entsprechend der Krümmung abgeplattete Schlund. Die konvexe Fläche trägt quer gestellte Membranellen, die, wie MAIER fand, je aus zwei Reihen von Cilien bestehen und niedrigen Basallamellen (mit Basalkörnern) aufsitzen. An den Lamellen sind Wimperwurzeln, wie Fig. 15*b* zeigt, zu unterscheiden, die sich zu derberen, flächenhaft verlaufenden Fibrillen sammeln und durch deren Vermittlung zu den übrigen Basallamellen in Beziehung treten. N. MAIER glaubte diese Fibrillen regelmäßig längs zum Schlund verlaufend, was jedoch nicht der Fall ist; es handelt sich nur um unregelmäßig geordnete, basale Verbindungen der Lamellen. Die konkave Schlundseite trägt gegen außen hin eine mächtige Pellicularverdickung (Längsleiste), der nach MAIER auch longitudinale Fasern aufliegen sollen. Ich vermochte diese zu bestätigen und halte sie für Pellicularstrukturen; die Pellicula des Schlundes zeigt auch in den seitlichen Teilen flache Längsbänder. Unter diesen finden sich quer den Schlund umgreifende Fibrillen, die, wie mir schien, mit den Fasern unter den Basalleisten der Membranellen zusammenhängen, vielleicht aber auch zu den Stützfibrillen des Entosarks in Beziehung stehen. Um Myoneme handelt es sich keineswegs (mit MAIER, der die gleiche Deutung für die Fasern unter den Basallamellen zurückweist). — Auf die körnigen Einlagerungen im Sark von *Nyctotherus* kann hier nicht eingegangen werden.

Von *Balantidium entozoon* (des Froschrektums) habe ich sehr verschiedene Bilder erhalten. An gewissen Schnitten stimmt das Verhalten der Wimperwurzeln, die immer nachweisbar sind, durchaus mit dem der Wurzeln von *Nyctotherus* überein, insofern sie sich in ein inneres fädiges Gerüstwerk fortsetzen. In anderen Fällen fehlt dies Gerüstwerk dagegen vollständig und die Wimperwurzeln biegen dicht unter der Pellicula in flächenhaften Verlauf um, wodurch sie sich der Beobachtung entziehen. Nur in der Region des kurzen Schlundes findet man dann Beziehungen zur Pellicula der anderen Körperseite oder zum Schlunde. Für alle Fälle gilt jedoch die Anwesenheit derberer Fibrillenbündel, die einerseits von den dreieckigen Basallamellen der Membranellen (des Schlundes), andrerseits von der Wimperung neben dem Schlundeingang, opponiert zu den Membranellen, ihren Ursprung nehmen (Fig. 16*c*), das Entosark ungefähr parallel zueinander durchsetzen und gegen den After hin verlaufen, um oberhalb desselben in eigenartig bogigem Verlaufe zu enden (das Wie kann hier nicht im einzelnen genauer

dargestellt werden; zu sehen sind die Fibrillen in Fig. 16*a*). Diese derben Fibrillenzüge hat gleichfalls BEZZENBERGER (1903) bereits gesehen. Auch sonst scheinen einzelne minder auffällige Fibrillenzüge im Entosark gewöhnlich vorhanden zu sein, die jedoch nicht genauer studiert wurden.

Dies doppelte Verhalten erklärt sich wohl nur aus Ernährungszuständen. Betrachtung des lebenden Tieres zeigt das Entosark bei der rotierenden Lokomotion gleichfalls in rotierender Bewegung, wobei der Kern immer die gleiche Lage wahrt, meist auf einer Seite liegt, also nicht mit rotiert. Das ist nur möglich bei Mangel eines maschigen Fadenwerkes im Entosark, wie er ja auch durch viele Schnittbilder erwiesen wird. Vermutlich vermögen aber die Wimperwurzeln bei geringer Nahrungsaufnahme — worauf das Aussehen der geschnittenen Tiere hinweist — sich im Entosark auszubreiten, um bei reicher Nahrungsaufnahme wieder peripheriewärts verdrängt zu werden. In andrer Weise erscheint mir der differente Gerüstzustand nicht erklärbar. Diese Inkonstanz der Gerüstbildung in der hier angenommenen Abhängigkeit von physiologischen Zuständen halte ich nun für einen besonders charakteristischen Fall eines ganz allgemein gültigen Verhaltens. Bei den Gerüsten in sämtlichen Zellarten dürfte es sich immer um temporäre Erscheinungen handeln, wenn nicht durch Auftreten von Kittsubstanzen die Verknotungen fixiert werden.

Sehr bemerkenswerte Verhältnisse treffen wir bei *Bursaria truncatella* (Fig. 17). An Schnitten unterscheidet man, wie bekannt, einen deutlichen peripheren Alveolarsaum, der von einer feinen Pellicula überzogen ist, und darunter eine äußerst zartgerüstige Substanz in dünner Lage, die sich ins Innere in Form von anastomosierenden Balken und Bälkchen fortsetzt und derart auch zum Alveolarsaum des Schlundes in Beziehung tritt, zugleich den außerordentlich langen Kern in seiner Lage fixiert. Das Balkenwerk ist ziemlich gleichmäßig im ganzen Körper ausgebildet, nur dorsal über der Peristomhöhle und gegen deren hinteres Ende hin relativ locker und weitmaschig. Hier sieht man auch die Nahrungsballen eingelagert in die hellen Lückenräume. Über den feineren Bau dieses Gerüstes liegen bis jetzt genauere Angaben nicht vor; nur die gröberen Verhältnisse sind von BÜTSCHLI, SCHUBERG und N. MAIER näher geschildert worden, wobei jedoch auch gewisse Punkte noch strittig bleiben.

Zunächst die Beziehung der Wimpern zum Alveolarsaum. Die Cilien sind in Längsreihen angeordnet, welche nach SCHUBERG der

feinen Längsstreifung der Pellicula entsprechen sollen. Auf Grund dieses Befundes wird der Zusammenhang der Cilien mit den seitlichen Wänden der Alveolarsaumwaben bestritten, während Bütschli ihn gerade annimmt und Maier ihn direkt nachzuweisen vermag. Ich kann Maiers Befund bestätigen, muß aber betonen, daß die Pellicularstreifen nicht mit den Cilienreihen zusammenfallen (Fig. 17*a* und *b*), also Verhältnisse vorliegen, die von denen andrer Infusorien abweichen. Hierdurch findet der Schubergsche Irrtum seine Erklärung, um so mehr als es sehr feiner Schnitte ($^1/_2$ μ) und bester Konservierung (Flemming-Sublimat) bedarf, um völlig klare unzweideutige Bilder zu erhalten. Die Längsstreifen verlaufen zwischen den Cilienreihen und über deren Niveau, da die Pellicula sich dachfirstartig über jeder Wabe emporwölbt. Die kleinen Basalkörner der Cilien sind auffallenderweise immer paarig angeordnet, ein Verhalten, das Maier schon am bewimperten Septum der Peristomhöhle erkannte, das aber für das ganze Tier gilt und an guten Flächenschnitten leicht festgestellt werden kann. Um Diplochondren handelt es sich nicht, die Körnchen eines Paares liegen neben-, nicht übereinander.

Der Alveolarsaum zeigt außer den Wänden der radial gestellten Waben (über die gleich näher zu berichten sein wird) noch eine weitere feste Struktur, die bis jetzt ganz übersehen wurde. Die Waben werden nämlich in der Mitte von einem (oder mehreren?) Faden durchsetzt, der an der Längsleiste der Pellicula ausläuft. Daß es sich nicht um entsprechend gelegene Wabenkanten selbst handelt, erhellt daraus, daß gleichzeitig die seitlichen Kanten scharf sichtbar sind. In Fig. 17*a* sind eine Anzahl solcher Innenfäden genau mit dem Zeichenapparat eingezeichnet. Übrigens läßt sich nicht mit Bestimmtheit angeben, ob derartige innere Fäden überall vorkommen; aber auch das Flächenbild des Alveolarsaumes läßt auf sie schließen (Fig. 17*b*), da es komplizierter und minder regelmäßig erscheint, als es der Fall sein müßte, wenn nur die Kanten vorhanden wären. Der innere Faden steht durch feine Brücken mit den Kanten in Verbindung. Die Kanten selbst werden von senkrecht zur Pellicula aufsteigenden Fäden gebildet, die gleichfalls durch Brücken sich im Wandniveau verbinden und außerdem durch eine homogene Kittsubstanz zusammengehalten werden, die die Wandlücken abschließt. Auf den Schnitten erscheint daher der Wabeninhalt meist hell, die Wandung dagegen, in der die Fäden gut unterscheidbar sind, leicht tingiert (Eisenhämatoxylinschwärzung). Die Fäden sind dichter gestellt, als es aus der Zahl

der Wabenkanten zu entnehmen ist, was ja auch in der Anzahl der Basalkörner — immer zwei benachbart gelegen — zum Ausdruck kommt. Man ersieht aus diesen Angaben die außerordentlich komplizierte Struktur des Alveolarsaumes, die nur an sehr dünnen Schnitten sich einigermaßen befriedigend auflösen läßt.

An der Grenze zum Entosark sind die Wandungsfäden — ob auch die inneren, bleibt fraglich — kornartig verdickt und diese Körner insgesamt, die, wie es scheint, durch Brücken verbunden sind, bilden eine Art Limitans, die Ekto- und Entosark scheidet, aber von hellen Bahnen durchbrochen wird. Vermittelst dieser Lücken hängen die Alveolarräume mit den Safträumen des Entosarks zusammen. An der Ausmündungsstelle einer der zahlreichen kontraktilen Vakuolen, die am Schnitt leicht festzustellen sind, sind die Lücken stark erweitert (siehe über die kontraktilen Vakuolen weiter unten).

Die Fäden des Alveolarsaumes lassen sich leicht ins Entosark verfolgen, doch nur in die Grenzschicht, dicht unter der Limitans, hinein, wo noch einigermaßen ansehnliche Lücken im Gerüst vorhanden sind. Sehr rasch nimmt das Gerüst eine überaus feinmaschige Struktur an, die auch für das innere Balkenwerk des Entosarks (Fig. 17*c*) gilt. Hier sind Fäden auf etwas längere Strecken nur ausnahmsweise zu verfolgen; sie sind reichlich durch Brücken verbunden und außerdem findet sich zwischen ihnen eine schwach färbbare Substanz, die mit der Kittsubstanz der Wabenwände im Ektoplasma identisch sein dürfte, hier aber fast alle Lücken im Gerüst ausfüllt; nur wenige helle Bahnen verschiedenen Umfangs sind zu sehen. Derartig ist das Balkenwerk überall struiert; eine abweichende Partie stellt nur der Mundeingang dar, der sich längs der rechten Peristomwand als langer Spalt ausdehnt und den bereits STEIN entdeckte (ohne jedoch die Bedeutung des Spalts sicher zu erkennen, was erst SCHUBERG gelang). Nach MAIER ist das Gewebe am Mundspalt viel deutlicher wabig als sonst im Entosark und wird von ihm als Stomatoplasma zum Ektosark hinzugerechnet. Dieser Auffassung schließe ich mich an, wenn auch der Alveolarsaum nicht selten am Mundgewebe unterschieden werden kann und dann nur am Mundspalt selbst unterbrochen ist. Von einer wabigen Struktur kann jedoch keine Rede sein. Im Gegenteil ist das hier sehr locker struierte Sark deutlich fädig-netzig (Fig. 17*d*); es entbehrt der erwähnten homogenen Zwischensubstanz, was die Beurteilung der Strukturen erleichtert. Der Ausdruck Stomosark erscheint zur Unterscheidung des immerhin auffallenden Bezirks gut gewählt.

Vom Alveolarsaum des Peristoms sind folgende Strukturen zu erwähnen. Die Basalsäume der Membranellen, welche in querer Anordnung die an der linken Peristomseite verlaufende adorale Zone bilden, wurden von Maier als homogene Ektosarklamellen, die am freien Rand die doppelten Basalkornreihen der Membranellencilien tragen, beschrieben. In der Tat handelt es sich bei den Lamellen und ebenso beim sogenannten Peristomband, das rechts- und linksseitig am Eingang zum Peristom verläuft und mit dem sie sich verbinden (beides von Schuberg und Brauer nachgewiesen), um homogene Strukturen, die eine Bildung sui generis repräsentieren und, mit Maier, als Stützbildung aufzufassen sind, nicht als kontraktiler Apparat, wie Brauer, Bütschli und Schuberg meinen. Kontraktil dürften wohl nur die schwärzbaren Fibrillen sein, die im Umkreis des Peristombandes und an der Basis der Verbindungslamellen bis in die Nähe der Basallamellen der adoralen Zone längs verlaufen. Sie wurden von Bütschli (1889) beschrieben und bereits in dieser Weise gedeutet; die Einwände N. Maiers erscheinen mir nicht stichhaltig.

Bursaria gab, wohl infolge der Fixierung mit Flemmingscher Flüssigkeit (unter Sublimatzusatz), Gelegenheit, im Entosarkgerüst deutliche Wabenbildungen zu beobachten, wie sie in Fig. 17 *a* und *c* angedeutet sind. Daß es sich dabei um Ausfällungen intra vitam flüssiger homogener Substanzen in Anschluß an das präexistierende Gerüstnetz handelt, erscheint mir wenig zweifelhaft, obgleich auch die Möglichkeit intra vitam präexistierender Verkittungen von Netzlücken nicht bestimmt abgelehnt werden kann. Jedenfalls sehen wir, daß wabige Strukturen auf recht verschiedenem Wege entstehen können, nämlich entweder unter Teilnahme eines Fadengerüsts oder ohne Teilnahme eines solchen, einfach durch Verklebungen von Granulationen unter Formveränderungen dieser. In einem Flächengebilde (Vakuolenwand) können sehr wohl Fäden eingelagert sein, welche Beobachtung ich bereits 1891 mitteilte, die dann (1892) von Bütschli unberechtigter Weise schroff zurückgewiesen wurde.

Kontraktile Vakuolen waren an den von mir untersuchten Bursarien in reichlicher Zahl vorhanden. Zwar habe ich auf die Pulsation am lebenden Material nicht geachtet, doch können die an den Schnitten leicht feststellbaren runden Hohlräume, die zum Teil ins Ektosark, zum Teil in die Grenzschicht des Entosarks eingelagert sind, nichts anderes als kontraktile Vakuolen vorstellen. da sich der Alveolarsaum an den betreffenden Stellen verdünnt — die Waben sind gegen

innen hin seitlich abgebogen — und gelegentlich ein offener Porus vorhanden ist. Es lag also an meinem Material dasselbe Verhalten vor, wie es von CLAPARÈDE und LACHMANN, BÜTSCHLI und PROWAZEK (1899) angegeben worden ist. Die scharfe geschlossene Begrenzung unterscheidet, außer der Lage, die kontraktilen Vakuolen charakteristisch von den Hohlräumen des Entosarks, die insgesamt als ein einziger Binnenraum, der von Entosarkbalken durchsetzt wird, aufzufassen sind. Die Bildung der kontraktilen Vakuolen erscheint, ebenso wie die der Nahrungsvakuolen, vom Gerüst ganz unabhängig (siehe § 14).

Sehr schwierig gestalteten sich die Strukturuntersuchungen an *Stentor* (Fig. 18). Mir standen *St. coeruleus* und *polymorphus* zur Verfügung, die an Schnitten durch recht verschieden konserviertes Material Gerüststrukturen nur andeutungsweise unterscheiden ließen. Ich gebe die folgenden Mitteilungen, obgleich ich an der Existenz eines Linoms nicht zweifle, mit einigem Rückhalt und hoffe später Genaueres bieten zu können. Was ich beobachtete, ist kurz folgendes. Unter der Pellicula, der bei *St. coeruleus* das Pigment dicht anhaftet, liegen, wie bekannt, die Myoneme und ein wenig tiefer die Basalkörner der überaus zarten Cilien (N. MAIER). Soviel ich den Bildern entnehmen konnte, sind sie nicht, wie MAIER angibt, in einen homogenen Ektosarksaum eingebettet; es findet sich aber auch keine echte Alveolarschicht, wie sie BÜTSCHLI angibt. Vielmehr erkannte ich eine schmale, helle Grenzzone unter der Pellicula, die einerseits von Fußstücken der Wimpern, andrerseits von feinen Fädchen, die von den Myonemen abwärts ziehen, durchsetzt und basal durch zarte, flächenhaft verlaufende Fäden, welche von den Basalkörnern ausgehen und gewissermaßen eine Verbindung derselben nach Art einer Limitans darstellen, begrenzt wird (Fig. 18 *a*). Von der Existenz solch flächenhaft ziehender Fäden überzeugte mich auch die in Fig. 18 *b* abgebildete Stelle; immerhin erscheint Nachprüfung dieser überaus schwierig zu ermittelnden Befunde geboten.

Ich konstatierte ferner, daß sich die Wimpern in Wurzeln fortsetzen, die ins Entosark eindringen und hier sich der Beobachtung entziehen (Fig. 18 *a*). Im Entosark selbst, bzw. in dessen derben oder zarten Gerüstbalken, waren an günstigen Stellen feine longitudinal verlaufende Fäden zu unterscheiden, so wie es Fig. 18 *c* darstellt. Diese Fäden sind Elementarfäden, die nirgends zu derberen Fibrillenbildungen zusammentreten; hierin ist wohl auch der Grund zu suchen, weshalb das Gerüst bei *Stentor* so schwierig an

Schnitten nachgewiesen werden kann. Den bekannten Angaben über die Basallamellen und Endfibrillen der adoralen Membranellen habe ich nichts Neues hinzuzufügen.

Noch schwieriger als die Untersuchung von *Stentor* gestaltete sich die von *Paramaecium*, *Frontonia* und anderen Formen. Da ich zu einer klaren Anschauung der Struktur nicht gelangte, verzichte ich hier auf nähere Darstellung meiner Befunde.

§ 13. Hyalom.

Während das Linom für die Lokomotion und Gestaltsveränderung der Infusorien, in Form von Cilien, Membranellen, undulierenden Membranen und Cirren, sowie von Myonemen, von Bedeutung ist, kommt für die inneren Bewegungsvorgänge eine andere Substanz in Betracht, die dem Hyaloplasma der Plasmodromen entspricht und nun in folgendem genauer analysiert werden soll. Ich betone, daß meine Befunde auf irgend welche Vollständigkeit keinen Anspruch erheben. Sie können als vorläufige Mitteilung von eingehenderen Studien gelten, die zur Zeit in unserem Institute von Herrn Czwiklitzer unter meiner Leitung ausgeführt werden. Immerhin sind die erhaltenen Resultate von so großer Bedeutung und für meinen weiter unten im theoretischen Abschnitt darzulegenden allgemeinen Standpunkt so wichtig, daß ich sie hier nicht übergehen darf. Ihre Mitteilung wird mir auch Anlaß geben, zu den Befunden anderer Autoren Stellung zu nehmen.

Als Ausgangsbeispiel sei *Bursaria truncatella* gewählt. Das lebende Tier zeigt, wie bekannt, eine wundervolle Alveolarstruktur des Entosarks. Genauere Untersuchung, vor allem von Totopräparaten, lehrt jedoch, daß es sich nicht um echte geschlossene Vakuolen, sondern um ein inneres, zusammenhängendes Hohlraumsystem, das von Gerüstbalken durchsetzt und gegliedert wird, handelt. (Siehe auch im § 12 die Schilderung der Schnitte.) Es können wohl echte abgeschlossene Nahrungsvakuolen, neben den kontraktilen Vakuolen, auftreten, ihre Anwesenheit bestimmt aber nicht den Charakter des Bildes. Die Nahrung liegt entweder frei im inneren Lückensystem oder in Vakuolen eingeschlossen, über deren Entstehung und Beziehung zum Gerüst ich hier nichts Genaueres aussagen kann, da mir nur wenig Material zur Verfügung stand und ich zunächst auf diese Frage nicht achtete. Eine regelmäßige Zirkulation im Entosark fehlt bekanntlich. Man beobachtet nur ein Hin- und Herwogen des Gerüsts, wobei allerdings auch beträchtliche Verlagerungen und lokale Rotationen der leicht im

Auge behaltbaren Nahrungsvakuolen stattfinden. Inwieweit sich bei letzteren Vorgängen das Sarkgerüst beteiligt, war nicht sicher zu entscheiden; ich möchte annehmen, daß die Bewegungen der Vakuolen in erster Linie vom Hyaloplasma abhängig sind, auf das gleich eingegangen werden wird.

Schon bei geringem Drucke treten, wie KÖLSCH schildert, prächtig schaumige Tropfen — Teile des Entosarks — nach außen vor, die vollkommen gerüstfrei sind, nur aus Enchylem, aus einer stark lichtbrechenden Flüssigkeit und aus spärlichen Körnchen bestehen. In diesen Tropfen tritt allmählich eine Entschaumung auf, wobei das Enchylem spurlos, nachdem vorher viele Vakuolen sukzessive miteinander verflossen sind, verschwindet. So ergeben sich größere homogene Tropfen, die mannigfache Formveränderungen zeigen, sich gelegentlich, unter Wahrung des Zusammenhangs mit dem Tiere, lang ausziehen und dann wieder zurückgezogen werden. Beim Absterben gerinnt diese Substanz granulär. Die in ihr gelegenen Körnchen zeigen, solange sie flüssig ist, Eigenbewegung. Manchmal kommt es zur Isolation einer einzelnen Vakuole, die im umgebenden Wasser lange Zeit beharren kann. Sie erweist sich dann eingehüllt von einem glänzenden Saume, der formbeständig ist.

Die erwähnte glänzende Substanz, die sich mit Wasser nicht mischt und in ihrer Beschaffenheit geringe Differenzen aufweist, die die Körnchen enthält und der Formveränderung fähig ist, muß als Hyaloplasma gedeutet werden. Dafür spricht evident die Beziehung zum Enchylem der Vakuolen und zur Eigenbewegung der Sarkkörner, die bei Infusorien ebenso allgemein verbreitet ist wie bei den Lino- und Hyalodromen und ganz unabhängig von den regelmäßigen Strömungen z. B. des Paramaeciums (siehe den folgenden Paragraph) ist. Im Hyalom können nicht allein Enchylemtropfen, die bereits im frischen Tier vorgebildet sind, verschwinden, sondern auch durch Entmischung auftreten, so daß ursprünglich völlig homogenes oder nur körnerhaltiges Hyalom mehr oder weniger schnell sich mit Vakuolen durchsetzen kann. Ich glaube, daß es sich dabei um eine Absterbeerscheinung handelt, der sich die Gerinnung des zurückbleibenden, stärker glänzenden Materiales anschließt. Eventuell in den Tropfen mit austretendes Gerüst ist in ihnen sehr schwer mit einiger Sicherheit festzustellen (siehe die anschließenden Befunde bei *Stentor*).

Eng verwandt erweisen sich die Stentoren mit *Bursaria*. Bei *Stentor coeruleus* beobachtet man leicht innere Gerüstbalken in

mannigfacher Ausbildung zwischen zusammenhängenden Lückenräumen, außerdem aber auch geschlossene Vakuolen, deren Menge stark zu wechseln scheint. Die Gerüstbalken sind deutlich längsstreifig und ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich die Streifung auf die Anwesenheit von Fäden beziehe, wie sie an den Schnitten (§ 12) nachgewiesen werden konnten. Genaueres über die Bewegung der Stränge wurde noch nicht beobachtet, doch scheint mir das, was ich beobachtete, mit der Existenz eines geformten Gerüsts wohl vereinbar. Die unter Druck durch die Pellicula hindurch austretenden Sarktropfen verhalten sich ähnlich wie die von *Bursaria;* betont sei, daß sich auch von der Pellicula überzogene Tropfen bilden können. Während sich Entschaumungs- und Entmischungs-, bzw. Gerinnungsvorgänge im Hyaloplasma abspielen, kommt es auch zum Zerfall des Gerüsts, das, wie mir scheint, in eine feine Granulation zerstäubt, die in lebhafter Molekularbewegung das Hyalom und Wasser erfüllt. Sehr interessant sind manche Entmischungsbilder vom Hyalom. Dieses kann von kleinsten Vakuolen lokal durch und durch durchsetzt sein und derart ein echt schaumiges Aussehen annehmen. Dabei sieht man klar den überaus großen Unterschied solch echten Schaums gegen die sogenannten maschig-schaumigen Strukturen Bütschlis, wie sie bei Gerinnung im Hyalom auftreten. Man sollte meinen, daß eine Verwechslung beider für den geübten Mikroskopiker ganz unmöglich wäre.

Von Formen, die sich an *Bursaria* und *Stentor* anschließen, seien genannt: *Loxodes, Spirostomum, Dileptus*, *Trachelius*. Es kann hier auf sie nicht näher eingegangen werden.

Neben der *Bursaria*-Gruppe sind noch zwei andere Gruppen von Infusorien hinsichtlich des Verhaltens ihres Hyaloplasmas zu unterscheiden. Mit Kölsch nenne ich die eine die Paramaeciumgruppe. Bei *Paramaecium caudatum*, welche Form ich untersuchte, ist das Hyaloplasma von wesentlich anderer Beschaffenheit als bei *Bursaria*, was übrigens schon als notwendige Voraussetzung der regelmäßigen und relativ lebhaften Zyklose im Entosark erscheint. Es ist außerordentlich dünnflüssig und mischt sich bei direkter Berührung mit dem umgebenden Wasser spurlos mit ihm. Die aus einem gepreßten Tier austretenden Tropfen zeigen daher ein wesentliches Charakteristikum, das den Tropfen der ersteren Infusoriengruppe nicht notwendigerweise zukommt, sie sind von der Pellicula überzogen. Indessen ist die Hyalomkonsistenz doch nicht immer eine so dünnflüssige als es eben erwähnt ward. Zunächst sei betont, daß sich der Tropfeninhalt mit dem der kontraktilen und Nahrungs-

vakuolen nicht mischt, also doch nicht rein wässeriger Natur ist, was für den Vakuoleninhalt gilt. In vielen Fällen besitzt er ferner leichten Glanz und ist derart auch optisch vom Wasser unterschieden; in solchen Tropfen treten Entmischungen ein, indem sich echt wässerige Tröpfchen von einer echt hyaloplasmatischen Substanz, die überdies zur Gerinnung neigt, sondern. Solche Gerinnungen sind von der Entosarkkörnelung, die in die Tropfen eintritt, an ihrer Feinheit leicht zu unterscheiden. Die durch Entmischung entstehende Schaumstruktur ist gleichfalls von der normalerweise vorliegenden Entosarkstruktur gänzlich verschieden. Ob im Entosark überhaupt Gerüstsubstanzen vorkommen, konnte nicht völlig sicher ermittelt werden, da hier ein Überfluß an Körnchen verschiedener Art vorliegt, der selbst an den Tropfen und am völlig zerfließenden Sark die Beurteilung erschwert. Man unterscheidet neben den Exkretkristallen runde, stark glänzende Körnchen verschiedener Größe, von denen sich immer viele, wie bekannt, mit Neutralrot färben und die durchwegs Eigenbewegung aufweisen; ferner massenhaft blasse schüsselförmige Körner, die erst beim Zerfließen deutlich sichtbar werden und nur Molekularbewegung zeigen. Solche schüsselförmige Körner scheinen überhaupt bei Infusorien weit verbreitet zu sein.

An *Paramaecium* schließen sich nach Kölsch zahlreiche Formen, z. B. *Nassula*, *Chilodon*, *Colpidium*, *Colpoda*, *Vorticella* u. a. an. Ich erwähne noch *Frontonia*, die ja auch im Besitz von Trichozysten mit *Paramaecium* verwandt erscheint.

Die oben erwähnte dritte Gruppe will ich die Stylonychiagruppe nennen. Bei Stylonychien, die gepreßt werden, beobachtet man durch die Pellicula austretende kleine Tröpfen, an denen es rasch zur Entmischung einer stark glänzenden, bläulich schimmernden Wandkruste von zäher speckiger Beschaffenheit und wässerigen Inhalts kommt, während zugleich die Tropfen die mannigfaltigsten Formen annehmen. Auch an größeren leichtflüssigen Tropfen treten außen diese „Myelingebilde“ auf. Sie sind von Kölsch besonders ausführlich für die eng sich anschließende Gattung *Prorodon* beschrieben worden und zeigen bald fädige, bald keulig geschwellte, birnförmige, ringartige oder flächenhafte Gestalt, erscheinen auch als Ketten, Hanteln usw. und bewegen sich schlängelnd, gleichsam tastend, bilden dabei pseudopodienartige Fortsätze, kurz, lassen ein überaus wechselndes interessantes Verhalten erkennen.[1]) Nach Kölsch ist dies sogenannte Myelin doppelbrechend und unterscheidet sich

[1]) Über künstliche Myelingebilde siehe Neubauer und vor allem Quincke.

dadurch vom Hyaloplasma, z. B. der *Opalina*, das einfachbrechend ist und deshalb als Paramyelin unterschieden wird.

Opalina, *Nyctotherus* und *Balantidium* schließen sich meiner Ansicht nach eng an *Stylonychia* und *Prorodon* an, weil die bei ihnen nachweisbaren, durch die Pellicula hindurch austretenden Tropfen ein relativ dichtes Hyaloplasma besitzen, das bei Entmischung ziemlichen Glanz und Zähigkeit annehmen kann, sich also — als Paramyelin — in diesem Zustand dem Myelin der *Stylonychia* nahe verwandt erweist. Übrigens wechselt das Verhalten des Hyaloms und nähert sich andrerseits wieder dem des Bursariahyaloms. Auf besondere Eigenheiten kann hier nicht eingegangen werden; nur möchte ich eine auch bei anderen Infusorien zu beobachtende Tatsache hier hervorheben, die mir von größter Wichtigkeit erscheint und auf die bei den Untersuchungen Czwiklitzers, die an die meinen anschließen, besonders geachtet werden wird. Bevor die Pellicula vom lokal sich ansammelnden Hyalom durchbrochen wird, bzw. wenn dieses sich wie bei Paramaecium überhaupt nur unter der Pellicula tropfig anhäuft und sie vorwölbt, beobachtet man die Kontur des Sarks gegen den Tropfen hin meist völlig intakt und ein Vorströmen der Entosarkkörner erfolgt, wenn überhaupt, erst später. Fehlt es nun, wie bei den Infusorien wohl im allgemeinen, an kompakten Grenzzonen des Sarks, die seine Deformation unter Druck verhindern könnten — so kann z. B. bei *Stentor* von einer scharfen festen Abgrenzung nicht die Rede sein (siehe § 12) —, so bleibt diese Formwahrung des Sarks rätselhaft. Sie läßt sich meiner Ansicht nach nur dann begreifen, wenn man die Tropfenbildung auf einen aktiven Einfluß der Sarkgranulationen zurückführt, wenn man also die Tropfenbildung in Parallele setzt zur Pseudopodienbildung der Hyalodromen, vor allem der Difflugien (§ 10). Diese Hypothese, die, wie gesagt, in unserem Institute noch näherer Prüfung unterliegt, erklärt auch ohne weiteres, warum die Tropfenbildung eine lokale ist, da sich doch der Druck im allgemeinen gleichmäßig am ganzen Tiere äußern muß. Es handelt sich dann um ein Reizgeschehen, dessen Bedingungen aus dem Druck allein nicht zu verstehen sind.

Betreffs der über die Zerfließungserscheinungen vorliegenden Literatur fasse ich mich hier kurz und nehme nur Rücksicht auf die letzte größere, dies Thema behandelnde Arbeit von K. Kölsch, die vor drei Jahren im Bütschlischen Institute entstand und als genauere Ausführung der Bütschlischen Ansichten erscheint. Nach Kölsch handelt es sich bei der Tropfenbildung des *Para-*

maeciums und anderer Formen um sogenannte Interalveolartropfen, d. h. die vortretenden, von der Pellicula überzogenen Tropfen sind nach ihm und BÜTSCHLI nichts weiter als durch diosmotische Wasseraufnahme von außen erweiterte Wabenräume des Alveolarsaums (der übrigens bei *Paramaecium*, wie N. MAIER richtig erkannte, ganz fehlt). Diese Ansicht ist unhaltbar, wie schon aus dem lokalen Auftreten der Tropfen hervorgeht; es handelt sich immer um Substanz des Entosarks, die nach außen vortritt. Auch müßte sich bei diosmotischer Wasseraufnahme der Tropfeninhalt mit dem der kontraktilen Vakuole mischen, was nicht der Fall ist; überhaupt erweist schon die regelmäßige Konturierung der kontraktilen und Nahrungsvakuolen, daß ihr Inhalt von einer chemisch abweichenden Substanz, die in die umgebende flüssige Entosarksubstanz, also ins Hyaloplasma, unmerklich übergeht, umschlossen ist. Dieses Hyaloplasma erscheint eben bei *Paramaecium* nur im allgemeinen äußerst dünnflüssig, also von Wasser, das durch Entmischung abgesondert werden kann, stark durchtränkt. Für die hier vertretene Auffassung des Hyaloplasmas bereitet dieser Befund keinerlei Schwierigkeit, da Substanzen von Lipoidcharakter (s. § 17) sich zwar nicht mit Wasser direkt mischen, wohl aber eine beträchtliche Aufnahmefähigkeit dafür besitzen.

Ein anderer Differenzpunkt meiner Befunde zu denen von KÖLSCH ist folgender. Nach KÖLSCH sollen das Myelin und Paramyelin, also verzähigtes Hyaloplasma, metamorphotische Degenerationsprodukte des Sarks sein. Zu solcher Ansicht liegt, wie ich finde, nicht der geringste Grund vor. Die tatsächlichen Befunde erweisen nichts anderes als die Existenz mehrerer Substanzen im Entosark, nämlich einer hyaloplasmatischen, einer enchylematischen (worunter ich die wässerigen Lösungen begreife), einer körnigen und in manchen (wahrscheinlich in allen) Fällen einer gerüstigen Substanz, welch letztere besonders schwierig zu beurteilen ist. Im Hyaloplasma können Entmischungen auftreten, die wohl Absterbeerscheinungen sind und mit der granulären Gerinnung zum Abschluß kommen; von einer Degeneration oder Zersetzung des Entosarks als Ganzes, dem eine Alveolarstruktur zugeschrieben wird, kann aber nicht und nirgends die Rede sein. Betreffs des Gerüsts glaube ich gleichfalls einen granulären Zerfall vertreten zu dürfen, muß also VERWORN, der im allgemeinen den körnigen Zerfall des Sarks angibt, gegen KÖLSCH, der ihn deswegen angreift, zustimmen.

Mit BÜTSCHLI unterscheidet KÖLSCH Zerfließen des Sarks, d. h. Auflösung desselben, wobei es zur Verflüssigung, oft geradezu

momentan, kommt, und die Tropfenbildung, die, wie bemerkt, durch Wasseraufnahme sich ergeben soll. Schon DUJARDIN unterschied diese beiden Arten der Sarkzerstörung bei den Infusorien; ich bin jedoch der Ansicht, daß eine Unterscheidung unberechtigt ist, da es sich nur um rein äußerliche Differenzen, d. h. um eine mehr oder weniger ausgiebige Zerstörung des Körpers handelt. Bemerkenswert bleibt, wie richtig bereits DUJARDIN das Sark, wenigstens soweit das Hyaloplasma in Betracht kommt, beurteilte. Er nennt es vollkommen homogen, elastisch, kontraktil, etwas stärker lichtbrechend als Wasser, aber viel weniger brechend als Öl, und beobachtete seine Unlöslichkeit, doch große Zerstörbarkeit in Wasser, die Gerinnung durch Reagentien- und Wärmewirkung, die leichte Löslichkeit in Alkalien und seine Klebrigkeit. Ich kann mich ihm in allen Stücken nur anschließen. Auch mit FABRE-DOMERGUES Anschauungen stimmen die meinen gut überein, insofern er ein homogenes Plasma, das die Tropfen liefert, und ein Gerüst, das im Tiere zurückbleibt, unterscheidet. Er nennt das erstere Paraplasma (mein Hyaloplasma) und das letztere Hyaloplasma (mein Linom). Von MAGGI sei erwähnt, daß er die Myelinfiguren nicht als Degenerationsprodukte des Sarks auffaßt, sondern nur durch Entmischung aus den Sarkodetropfen hervorgehen läßt. Ich bin in dieser Hinsicht ganz seiner Meinung, dagegen nicht in der andern, daß Myelin auch in den fettig aussehenden Körnern von *Oxytricha, Stylonychia* und *Loxodes* gegeben sein soll. Wenigstens haben die bei Druck auftretenden Myelinfiguren sicher gar nichts mit diesen Körnern zu tun.

§ 14. Kontraktile Vakuolen und Zyklose.

1. Kontraktile (pulsierende) Vakuolen.

Eins der am meisten studierten Organoide des Infusorienkörpers sind die kontraktilen (pulsierenden) Vakuolen (Systoletten nach HAECKEL). Ich werde mich hier nicht auf Schilderung der Infusorienvakuolen allein beschränken, sondern auch die Vakuolen anderer Gruppen zum Vergleich heranziehen. Das erscheint um so mehr gestattet, als alle pulsierenden Vakuolen, soweit bekannt, sich in der Hauptsache übereinstimmend verhalten und nur in Nebenpunkten Differenzen aufweisen. Aber gerade die Hauptpunkte, nämlich die Ursache der bestimmten Lokalisation im Sark, der Kontraktion und die funktionelle Bedeutung sind noch völlig unaufgeklärt und fordern immer wieder zu erneuten Untersuchungen auf.

Die kontraktilen Vakuolen kommen vor allem den Süßwasserprotisten zu, bei marinen Formen finden sie sich nur ausnahmsweise. Außer von den Infusorien (und Azineten), unter denen sie nur bei den Opalinen ganz vermißt werden, kennt man sie von den Amöbozoen und Heliozoen (den Radiolarien und Retikulosen scheinen sie ganz zu fehlen), ferner von den Flagellaten und Myxomyzeten, außerdem auch von Schwärmsporen der Algen und von einigen Zellarten der Metazoen (Kragenzellen der Spongien, manche Leukozyten). Ihre Zahl schwankt beträchtlich. Speziell für die Infusorien gilt zumeist die Einzahl. Zwei Vakuolen hat *Paramaecium*, vier können bei *Balantidium* vorkommen, viele bei *Bursaria*. Die Form ist, soweit nicht äußere Einflüsse (Formänderungen des Tieres, Strömungen oder Verschiebungen im Plasma) störend eingreifen, eine rein kugelrunde, nur bei der Entstehung (siehe unten) minder regelmäßig. Eine dauernd sich erhaltende, feste membranöse Umgrenzung scheint in allen Fällen zu fehlen. Ihre Existenz wurde vor allem von Lachmann und Claparède behauptet, ferner von Künstler (für Flagellaten), ja von de Vries wurde sogar die sogenannte Tonoplasttheorie aufgestellt, nach der die Vakuolen im allgemeinen und die kontraktilen Vakuolen im speziellen permanente Organe des Plasmas seien, die sich allein durch Teilung vermehren sollen. Gründe dafür sind erstens der tatsächliche Nachweis einer glänzenden doppeltkonturierten Hülle um die Vakuolen, die sich nicht nur vom Vakuoleninhalt, sondern auch von Sark meist recht deutlich abhebt; zweitens die Widerstandsfähigkeit der Vakuolenkontur gegen den Druck anstoßender Exkretkörper, die sie nur vorbuchten, nicht durchbrechen (Lachmann und Claparède); drittens die konstante Lage (siehe unten); viertens die Möglichkeit vollständiger Isolation aus dem Sark, wodurch sogar das Kontraktionsvermögen zunächst nicht aufgehoben zu werden braucht (von Pfeffer angegeben). Indessen lehrt genaue Beobachtung, daß die zusammenschrumpfende Wand der sich kontrahierenden Vakuole für die Bildung der neuen Vakuole nicht in Betracht kommt, sondern sich vielmehr im Sark spurlos auflöst bzw. mit ihm vermischt. Sie zieht sich zu einem undeutlich begrenzten Klümpchen zusammen, das sehr rasch verschwindet, übrigens meist überhaupt nicht nachweisbar ist. In diesem Sinne sprechen sich Wrzesniowski, Schwalbe, Maupas, Bütschli, Pfeffer, Rhumbler und viele andere Beobachter aus. Ich erwähne als eigenen Befund das Verhalten der kontraktilen Vakuole bei *Actinophrys*. Hier springt die Vakuole seitlich über den Körperrand vor; ihre äußere Wandung

legt sich bei der Systole in Falten zusammen, die bei der Diastole (Erweiterung) allmählich wieder angespannt und ausgeglichen werden (siehe Fig. 5*b* und *c*, Taf. 4). Man könnte hierin einen Beweis für die Existenz einer persistierenden Membran erblicken und in der Tat scheint aus dem Befund zu folgen, daß das Wandungsmaterial direkt wieder bei der Neubildung der Vakuole Verwendung finden dürfte, da überhaupt anderweitiges Sark nur sehr beschränkt zur Verfügung steht. Indessen ist zu bedenken, daß die Systole der Vakuole eine gleichmäßige Kontraktion ihrer Wand zur Voraussetzung hat, demnach die Faltenbildung gar nicht die Wand, sondern nur umgebendes, in geringer Menge vorhandenes Sark betreffen kann. Auch muß rein theoretisch gegen die Persistenz der Wand eingewendet werden, daß sie doch nur eine scheinbare sein könnte, da es sich ja bei der Zusammenschrumpfung nicht bloß um eine Annäherung der Teilchen im Sinne der Wandfläche, sondern vielmehr vor allem um ihre Verlagerung im Sinne des Wanddurchmessers handeln muß. Die Bedeutung der Wandung für die Ausstoßung des Vakuoleninhalts steht fest (siehe unten); somit erkennen wir hier eine eigenartige Kontraktionserscheinung, die mit Strukturveränderung (Umlagerung der die Kontraktion bewirkenden Teilchen, Verklumpung) Hand in Hand geht. Eine derartig weitgehende Strukturveränderung bedeutet aber an sich schon Zerstörung der Wandung und es kann daher in keinem Falle von Persistenz der Wandung selbst, höchstens in manchen Fällen von Persistenz des Wandungsmateriales und von seiner Wiederverwendung, die aber niemals eine vollkommene sein wird, die Rede sein.

Betreffs der Vakuolenbildung sind zwei Modi zu unterscheiden. Meist entsteht die Vakuole durch Auftreten und Vergrößerung eines oder mehrerer wenig regelmäßig begrenzter Hohlräume im Sark, in denen sich wässerige Flüssigkeit ansammelt. Handelt es sich um mehrere Lücken, so verfließen diese allmählich zu einer größeren, die zunächst, nach Abschluß des Wachstums, noch unregelmäßig begrenzt sein kann, rasch aber rein kugelige Form annimmt und in diesem Zustande, als eigentliches pulsierendes Organ, sich kontrahiert. Die Abkugelung der Vakuole wird wohl mit Recht auf eine Verdichtung des umgebenden Plasmas, also auf die Bildung der Vakuolenhaut, zurückgeführt. Speziell kommt für die Hautbildung ausschließlich das Hyaloplasma in Betracht, von dem Verdichtung bereits in Hinsicht auf die oberflächlichen Schichten (bei Amöben) beschrieben wurde. Es sei hier bemerkt, daß der gleiche Entstehungsmodus auch für die Nahrungsvakuolen gilt, überhaupt

für jede regelmäßige Vakuolenstruktur im Sark. Dem Gerüst kommt keine wesentliche Bedeutung für die Vakuolenbildung zu. Es können wohl in die Haut der Nahrungsvakuolen Gerüstzüge eintreten, was z. B. bei Bursaria der Fall sein dürfte, der eigentliche dichte Abschluß des wässerigen Inhalts gegen die Umgebung wird aber nur vom Hyaloplasma bewirkt.

Der zweite Bildungsmodus ergibt sich aus der Existenz zuführender Kanäle (nur bei Ciliaten), von denen z. B. zwei bei *Stentor*, vier bei *Urocentrum*, zirka zehn bei *Paramaecium* und bei *Frontonia*, bei welch letzterer Form sie eine enorme Länge erreichen, entwickelt sind. Die zuführenden Kanäle sind konstante Sammelbahnen des Vakuoleninhalts, der sich an ihrem proximalen geschwellten Ende ansammelt und nach der Systole der vorhandenen Vakuole zur Bildung einer neuen, unter Austritt aus den Kanälen, zusammenfließt. Auch hierbei ergibt sich die regelmäßige Vakuolenform erst sukzessiv. Die Vakuole leitet sich nicht direkt von den Kanalenden selbst ab, sondern geht nur aus deren Inhalt hervor, der aus den Kanälen ausgestoßen wird und den Raum der früheren Vakuole einnimmt. Die Kanäle kontrahieren sich vom distalen Ende an sukzessiv fortschreitend bis gegen das proximale Ende hin, das also am stärksten geschwellt erscheint, wenn die distalen Kanalpartien leer oder wenig gefüllt sind. Stets erscheint ein Kanal wieder an derselben Stelle, an der er bei der Entleerung verschwand. Da ihm auch eine hautartige Wandung, wie der Vakuole selbst, zukommt, so ist aus dieser Konstanz der Lage auf stets neue Verwendung des gleichen Wandungsmateriales zu schließen. Die Wandung an sich, als bestimmtes Formgebilde, erhält sich natürlich ebensowenig konstant wie bei der Vakuole (siehe oben).

Zahllose Angaben erweisen, daß die pulsierenden Vakuolen fast ausnahmslos nach außen ausmünden. Die erste Angabe darüber stammt von O. Schmidt und ist seitdem. bis auf wenige Ausnahmen (siehe unten), immer wieder bestätigt worden. Die Ausmündung erklärt sich leicht aus der oberflächlichen Lage der Vakuolen im Protistenkörper; sie gehören dem Ektosark an, soweit ein solches überhaupt ausgebildet ist, springen aber auch ins Entosark mit ihrem inneren Abschnitt vor, ja sie können in gewissen Fällen (Myxomyzeten, auch Amöben) ganz ins Entosark eingesenkt sein. Wo eine Pellicula, wie bei den Infusorien, vorkommt, findet sich über der Vakuole ein Porus, eventuell auch deren mehrere, die gewöhnlich nur während der Wasserausstoßung sichtbar sind. Gelegentlich führt von der Vakuole ein feiner Ausführungsgang zum Porus

hin (besonders schön ausgebildet bei *Lembadion*). Bemerkt sei, daß statt direkter Ausmündung nach außen bei den Vortizellinen Ausmündung in das Vestibulum, und zwar auch diese nur indirekt, durch Vermittlung eines Reservoirs vorkommt. Der Porus fehlt natürlich, wenn die Pellicula fehlt, also bei Amöben und Myxomyzeten. Hier ist auch die Lage der Vakuolen minder konstant, doch gilt für Amöben im allgemeinen die Lage vor dem Hinterende, das wohl stets dieselbe Position am Körper behauptet (siehe § 6). Wechsel in der Lage wird übrigens auch für die kontraktilen Vakuolen bei Infusorien angegeben (von Schwalbe für *Trachelius*); ferner können (sekundäre) Vakuolen an Punkten, an denen vorher keine Ausstoßung stattfand, auftreten, vor allem erscheinen Abschnitte der zuführenden Kanäle zur Umbildung in selbständig funktionierende Vakuolen (z. B. bei Druck oder anderen Reizen) geeignet. Die Poren sind hier natürlich Neubildungen.

Die Ausstoßung des Vakuoleninhalts ist dann leicht zu konstatieren, wenn die Entwicklung der Vakuole eine Auftreibung des Körpers (z. B. bei Heliozoen und Amöben) bewirkt, die bei der Systole verschwindet. Wäre der Inhalt ins Sark entleert worden, so könnten nur unbedeutende Formschwankungen eintreten. Rhumbler konstatierte gelegentlich Wegschwemmung von Bakterien und anderen winzigen Körpern im angrenzenden Wasser bei der Systole; Jennings brachte *Paramaecium* in eine Tuschelösung und sah in dieser die austretende Flüssigkeit als helle, farblose Tropfen. Sehr beweisend ist das Verhalten von *Chilodon propellens*. Nach Engelmann bedient sich diese Form der Vakuolenpulsation zur Fortbewegung, indem die Flüssigkeit so heftig ausgetrieben wird, daß der Rückstoß des Wassers das Tier vorwärts reißt.

Entleerung tief gelegener Vakuolen ins Sark wurde beschrieben für Myxomyzeten (Pfeffer) und Amöben (Rhumbler, Penard, 1902, Prowazek, 1897), stellt aber wohl überall eine Ausnahme vor. An sich unterscheidet sich der Vorgang insofern wesentlich von der Entleerung nach außen, als keine Öffnung der Vakuole sichtbar wird, die Stoffabgabe also durch Diffusion nach allen Seiten hin (Rhumbler), durch die Wand hindurch, sich vollzieht.

Funktionell faßt man jetzt die pulsierenden Vakuolen im allgemeinen als Ausatmungsorgane auf, indem angenommen wird, daß das im Sark sich sammelnde Wasser mit Kohlensäure reich beladen sei, die auf diesem Wege nach außen gelangt. Bis jetzt ist diese Ansicht durchaus hypothetisch. Sie stützt sich einzig und allein auf eine Angabe K. Brandts, der fand, daß Hämatoxylin-

lösung in der Vakuole sich ins Braune verfärbt, wodurch die Anwesenheit freier Säure erwiesen würde. Indessen geht aus BRANDTS Angabe nur hervor, daß der Vakuoleninhalt beim Absterben des Tieres in der Hämatoxylinlösung (welche schädigend wirkt) braun verfärbt wird. Da nun aber das ganze Tier sich in gleicher Weise verfärbt, so ist die saure Reaktion in der Vakuole nicht ohne weiteres auf den normalen Stoffwechsel zu beziehen. Es muß berücksichtigt werden, daß sehr gute Säureindikatoren, wie z. B. das Neutralrot (das sich gelblich verfärbt), keine Verfärbungen in den kontraktilen Vakuolen zeigen, selbst wenn große Substanzmengen davon in den Körper aufgenommen wurden. — Noch viel weniger erwiesen als die Ausatmungsfunktion ist die exkretorische Funktion, die früher meist den pulsierenden Vakuolen zugeschrieben wurde (LEYDIG u. a.). Weder die Exkretvakuolen, noch die reichlich verteilten Exkretkörner des Entosarks stehen zu den Vakuolen in irgend welcher Beziehung. Auch sei auf Befunde PROWAZEKS (1898) hingewiesen, nach welchen Exkretion (Stoffausstoßung) überall an der Oberfläche des Körpers, durch die Pellicula hindurch, stattfinden kann (Exkretperlen). In Rücksicht hierauf wird man zu der Annahme veranlaßt, daß auch die Abscheidung der Kohlensäure an beliebigen Punkten zu erfolgen vermag. Die Funktion der kontraktilen Vakuolen wird dadurch aber völlig ins Dunkel gezogen.

Betreffs der Ursache der Vakuolenkontraktion sind zahlreiche Hypothesen aufgestellt worden, die alle versagen, da sie nicht sämtlichen Befunden über den Vorgang gerecht werden. Nach BÜTSCHLI handelt es sich einfach um eine Oberflächenspannungserscheinung. Sobald der Vakuoleninhalt durch Eröffnung des Porus mit dem umgebenden Wasser in Berührung kommt, soll er von diesem gewissermaßen aufgesogen werden, sowie jede Protuberanz eines großen Tropfens (als welcher das umgebende Wasser aufzufassen ist) infolge ihrer stärkeren Oberflächenspannung notwendigerweise verstreichen muß. Indessen wird diese Ansicht schon einfach durch den Nachweis offener Poren an sich entwickelnden Vakuolen, wie er z. B. für *Frontonia* leicht zu führen ist, widerlegt. Überhaupt nimmt die BÜTSCHLIsche Hypothese gar keine Rücksicht auf die Einlagerung des Vakuoleninhalts ins Sark, dem doch eine beträchtliche Konsistenz (vor allem der Wand) zukommt. Wäre Oberflächenspannung am Vakuoleninhalt für die Entleerung maßgebend, dann müßte das den Porus umgebende Sark breit ausweichen; daß das nicht geschieht, erweist eben ohne weiteres die Selbständig-

keit des Organs, die vergleichbar ist jener, welche wir an Schlundbildungen, an der Kloake von Nyctotherus etc. feststellen.

RHUMBLER (1898) vergleicht die Entleerung dem Export von festen Körpern, der sich aus Verminderung der Körperadhäsion zum Sark erklären soll. Indessen wird dadurch nicht die plötzliche Entleerung erklärt, ferner müßte sich die Adhäsionsverminderung — vor allem bei Amöben — doch auch am Sark, in Zurückweichung desselben vom Vakuoleninhalt, bemerkbar machen, während gerade das Vordrängen des Sarks in den Vakuolenraum auffällt. (Siehe hierzu auch das Folgende.)

Bei PFEFFER gilt die Osmose als Entleerungsursache. Nimmt man an, daß der osmotische Druck von in der Vakuolenflüssigkeit gelösten Stoffen (von denen gar nichts bekannt ist) sich plötzlich stark vermindert und zugleich die Wandung ihre für die Diastole vorauszusetzende Semipermeabilität für Wasser verliert, so muß jetzt das Vaknolenwasser durch die Wand austreten und die Vakuole zusammenschrumpfen. Dieser Vorgang könnte sich sehr schnell vollziehen, ist aber, soweit der Vakuoleninhalt in Betracht kommt, schwer anzunehmen, da gelöste Stoffe in der Vakuole bis jetzt in keiner Weise festgestellt wurden und auch deren Kondensation — wie Veränderung im osmotischen Drucke sie voraussetzen würde — sehr unwahrscheinlich erscheint. Für das veränderte Verhalten der Haut kann jedenfalls die eventuell vorhandene Kohlensäure in der Vakuole nicht in Betracht kommen (wie PFEFFER meint). Denn nach PFEFFERS eigener Angabe pulsieren auch isolierte Vakuolen zunächst noch weiter, obgleich von ihnen endosmotisch doch nur sauerstoffhaltiges Wasser aufgenommen werden könnte. Überhaupt kann eine Übersättigung mit CO_2 gar nicht eintreten, da osmotisch wirkende Stoffe nicht in der Vakuole vorhanden sein dürften; viel wahrscheinlicher ist es, daß das aus den zuführenden Kanälen zuströmende Wasser bis zur vollendeten Diastole seinen Kohlensäuregehalt nicht oder nur sehr wenig ändert.

WRZESNIOWSKI führt, im Anschluß an HOFMEISTER, die Vakuolenentleerung auf Druck von seiten des umgebenden Sarks zurück. Folgende Vorgangsreihe nimmt er an. Zunächst imbibiert sich das Sark in der Vakuolengegend mit Wasser, dann folgt Entquellung unter Abstoßung des Wassers in den Vakuolenraum, dann neuerliche Imbibition (Quellung), die den Druck auf die Vakuole und ihre Entleerung bedingt. Diese Erklärung läßt aber die rasche Kontraktion der Vakuole unverständlich und ist natürlich auf isolierte Vakuolen gar nicht anwendbar.

Wie die Ursache der Vakuolenkontraktion bislang unbekannt blieb, so auch die Ursache der bestimmten Lokalisation der Vakuolen im Sark. Das gilt wenigstens für alle jene Fälle, in denen die Vakuolen einem gerüstlosen Sark eingelagert sind, also vor allem für die Amöbozoen, bei denen in vielen Fällen die pulsierenden Vakuolen immer vor dem Hinterende auftreten. Mit der Annahme günstiger lokaler Bedingungen für die Vakuolenbildung (Pfeffer) ist hier natürlich nicht geholfen, da zunächst das Verharren der günstigen Bedingungen an einem bestimmten Ort der Erklärung bedarf. In einem gerüstführenden Sark ist allerdings eher Gewähr für dieses Verharren gegeben. Wir haben ferner aber auch zu fragen, wie geartet denn diese Bedingungen sein sollen? Handelt es sich um ins Plasma eingelagerte osmotische Stoffe, welche, wie Pfeffer im Anschluß an experimentelle Vakuolenerzeugung durch Asparaginkristalle annimmt, zur Vakuolenbildung Anlaß geben, oder um Eigenschaften des Wandungsmaterials, das in irgend einer Weise die lokalisierte Ansammlung des Wassers bedingt? Soweit bis jetzt geurteilt werden kann, kommt wohl nur die zweite Annahme in Betracht. Denn es fehlt eben jeder Nachweis von osmotisch wirksamen Stoffen in den Vakuolen, deren Anwesenheit auch angesichts der vollständigen Entleerung der Vakuolen und eventuell auch ihrer zuführenden Kanäle bei den entsprechenden Systolen unverständlich bleibt. Wie kann, was Rhumbler für möglich hält, die Kohlensäure osmotisch zur lokalen Bildung der Vakuole Anlaß geben, wenn sie doch erst mit dem Wasser aus dem ganzen Körper zugeführt wird (falls letzteres überhaupt der Fall ist)? Es bleibt nur die Annahme, daß die Vakuolenbildung durch das Hyaloplasma oder durch bestimmte Bestandteile desselben vermittelt wird. Wie das möglich ist, haben wir im theoretischen Abschnitt näher zu diskutieren (§ 20).

2. Zyklose.

Plasmaströmungen sind bei Infusorien weit verbreitet. Sie fehlen ganz bei *Opalina* und, wie es scheint, bei den Hypotrichen. Eine einfach wogende Bewegung im Entosark kommt z. B. vor bei *Stentor, Bursaria, Trachelius, Condylostoma* und *Glaucoma*. Sie erscheint an Kontraktionen der Gerüstbalken geknüpft, welche den oder die inneren safterfüllten Hohlräume des Körpers durchziehen und an die Sarkstränge in der Zellvakuole der Pflanzenzellen erinnern; indessen dürfte sich wohl auch das Hyaloplasma beteiligen, da die Verschiebungen der Nahrungsvakuolen, die auf

den ersten Blick hin allein durch Bewegungen der Gerüstbalken bedingt erscheinen, sich bei genauerer Prüfung meist doch nicht auf diese Weise erklären lassen. Man beobachtet nämlich außer langsamer Fortbewegung der Vakuolen in gerader Richtung auch Rotationen derselben von engem Radius, wirbelartige Plasmawälzungen, die nicht auf Gerüstbewegung beruhen können, wie ja von Bütschli und Rhumbler mit Recht betont worden ist. Für solche Ortsveränderungen kommt allein das Hyaloplasma in Betracht, in dem Bewegungserscheinungen (siehe oben in § 13) nachweisbar sind und das ferner als Bildner der Vakuolenwände dazu besonders geeignet erscheint. Die Wände (Vakuolenhäute) sind, ebenso wie bei den kontraktilen Vakuolen, nichts anders als Verdichtungen des im übrigen mehr oder weniger leichtflüssigen Hyaloms.

Langsame ausgedehnte Strömungen finden sich, nach der Bütschlischen Zusammenstellung, z. B. bei *Frontonia, Colpidium, Urocentrum* und *Pleuronema,* können hier aber gelegentlich auch bedeutendere Geschwindigkeit erreichen. Relativ schnelle Strömung zeigen *Colpoda, Didinium, Entodinium, Balantidium, Vorticellinen, Nassula, Paramaecium.* Die typischen Bilder einer regelmäßigen Zyklose kommen vor allem bei *Paramaecium* und den *Vorticellinen* vor. Die Strömung verläuft bei *Paramaecium* (nach Wallengrens Beschreibung) vom links gelegenen Schlund aus nach hinten, dann auf der rechten Seite nach vorn und links wieder zurück; am Schlund spaltet sich dieser Rückstrom in einen ventralen und dorsalen Arm, die hinter dem Schlund wieder zusammenfließen und nun zum After hin verlaufen, wo die Vakuolen, falls sie nicht weiter zirkulieren, nach außen entleert werden. Der Vorwärts- und Rückwärtsstrom laufen im übrigen dicht nebeneinander hin und es kommt vor, daß die mit Eigenbewegung begabten Körnchen oder auch Nahrungsvakuolen aus einem Strome in den andern übertreten. Die Strömung ist eine gleichmäßige und verhältnismäßig langsame; sie ist am besten aus der Verlagerung der Nahrungsvakuolen zu entnehmen. Die Körner des Entosarks werden zwar auch mitgerissen, zeigen aber auf Grund der Eigenbewegung, die nach beliebiger Richtung und mit beliebigen Unterbrechungen ausgeführt wird, einige Selbständigkeit, wobei natürlich von den Exkretkörnern abzusehen ist.

Bei *Carchesium* (und andern Vorticellinen) verläuft die Zyklose in ähnlicher Weise vom Schlund aus nach rückwärts und darauf wieder nach vorn. Es tritt aber am Hinterende eine Stockung in der Verschiebung der Nahrungsvakuolen ein, während welcher

sich hier vorbereitende Vorgänge der Verdauung (Aggregation nach GREENWOOD) vollziehen. Übrigens sei gleich bemerkt, daß diese zur Verdauung in Beziehung stehende Stockung auch bei *Paramaecium* nachweisbar, wenn auch minder auffällig ist. Auch für die Zyklose anderer Formen gilt im allgemeinen das mitgeteilte Schema; die Unterschiede kommen für unsere Untersuchungen nicht in Betracht.

Es wurde bereits angegeben, daß die Nahrungsvakuolen, gleich den pulsierenden Vakuolen, eine Haut besitzen, die nicht als Gerüstbildung, sondern als Verdichtung des Hyaloms aufzufassen ist. Bei *Paramaecium caudatum* gestalten sich nun die Vorgänge der Vakuolenbildung und -Bewegung folgendermaßen. Ich stütze mich bei der Schilderung außer auf eigene Befunde vor allem auf Befunde Herrn Dr. NIRENSTEINS, die in nächster Zeit zur Publikation kommen und vor allem die Verdauungsvorgänge behandeln. Auch gewisse Vorgänge bei den Vorticellinen kommen nebenbei zur Sprache. Die Darstellung wird hier gegeben, weil genaue Kenntnis der Vakuolenbewegung für das Verständnis der Plasmaströmungen von großer Wichtigkeit ist.

Gewöhnlich wird die Bildung und Ablösung der Nahrungsvakuolen vom Schlunde, entsprechend der BÜTSCHLIschen Darstellung, derart geschildert, als ob die Vakuole am Munde durch Einstrudelung von Wasser und Nahrungsstoffen (Bakterien) ins Entosark entstünde. Dem widerspricht aber schon die Tatsache, daß trotz fortdauernder Bewegung der undulierenden Membran durchaus nicht immer Vakuolen gebildet werden und deren Wachstum kein gleichmäßiges ist, auch vor Ablösung der Vakuole zum Stillstand kommt. Während z. B. bei hungernden Colpidien fortdauernd Vakuolen, die dann einfach Wasser enthalten, entstehen (WALLENGREN) und bei *Stentor* die Vakuole gleichmäßig anwächst, unterbleibt bei hungernden oder anderweitig irritierten Exemplaren von *Paramaecium* die Vakuolenbildung. Für *Carchesium polypinum* gibt GREENWOOD an, daß nur verdauungsfähige Körper die Entstehung einer Vakuole auslösen. Die Aufnahme des Wassers und der Nahrung ins Entosark kann daher nur durch Vorgänge im Entosark erklärt werden; die Strudelung veranlaßt bloß Zufuhr von Nahrungsstoffen, hat aber mit der Vakuolenbildung selbst nichts zu tun.

Die entstehende Vakuole erscheint zunächst als tropfenförmiger Anhang am Schlund. Nach Ablösung der früheren Vakuole ist die Mundöffnung, die schief geneigt, von rechts vorn gegen links hinten, das Schlundende bildet, von einem zarten Häutchen geschlossen, das

als Verdichtungsprodukt des angrenzenden flüssigen Hyaloms aufgefaßt werden muß. Fast momentan tieft sich dies Häutchen gegen das Entosark hin aus, so daß die tropfenförmige Vakuole gegeben ist, die sich im ganzen nur noch wenig vergrößert; auch an der Vakuole ist das begrenzende Häutchen unterscheidbar. Auf die an das Häutchen sich anlagernden, aus dem Entosark herbeiströmenden Körnchen, die später in die Vakuole eindringen und die Verdauung vermitteln, kann hier nicht eingegangen werden und sei diesbezüglich auf die erwähnte Arbeit Nirensteins verwiesen. In die Vakuole werden Bakterien durch die undulierende Membran des Schlundes eingestrudelt; die Wasseraufnahme ist davon unabhängig und erscheint allein als Arbeitsleistung des Entosarks (Hyaloms).

Die Ablösung wird durch Formänderung der Vakuole eingeleitet. Sie spitzt sich am hinteren Ende, gegen links hin, leicht zipfelförmig zu. Nun schließt sich die erst runde Mundöffnung, indem sie sich dorsoventral verengt und derart zum Spalt wird. Die Vakuole rutscht gewissermaßen an diesem Spalt nach rückwärts zu ab, wobei sich einerseits die Mundöffnung, soweit nun die Vakuole nicht mehr an ihr haftet, also in ihrem vorderen Bereich, durch ein neues Hyalomhäutchen — Anlage der neuen Vakuole —, andrerseits die Vakuolenöffnung im hinteren Bereich, vielleicht teilweise unter nahtartiger Verschmelzung der Öffnungsränder, schließt. Eine Verbindung der Vakuole mit dem Schlund bleibt bis zur völligen Ablösung, die am hintern Mundrand (vorderem Vakuolenende) erfolgt, bestehen, da bis zuletzt noch Bakterien in die Vakuole hineingestrudelt werden können. Bei der Ablösung zieht sich auch das Vorderende der Vakuole spitz aus, so daß nun die Vakuole einer Spindel gleicht, deren mittlere Dicke übrigens beträchtlichen Schwankungen unterworfen ist.

In dieser Form sinkt nach erfolgter Ablösung die freie Vakuole mit ziemlicher Geschwindigkeit, die in keiner Weise durch die Ablösungsvorgänge bedingt ist, und unter Nachziehung eines Schweifs von flüssigem körnchenhaltigen Sark, wie als fiele sie (Bütschli), ins langsam strömende Sark hinein und beginnt sich zugleich zu drehen, derart, daß sich ihr bei der Bewegung vorausgehendes Hinterende von links gegen rechts (im Sinne des Uhrzeigers) bewegt, bis schließlich ihr nachfolgendes Vorderende nach hinten zu gewendet ist. In dieser Haltung wird das Hinterende des Tiers erreicht. Die Vakuole verschiebt sich unter Verlangsamung der Bewegung und fortgesetzter Rotation noch weiter nach rechts hin, darauf gegen vorn zu, einen leichten Bogen beschreibend (Wirbelbogen), wieder ein wenig nach links hin und erreicht nun eine vorübergehende

Ruhelage, aus der sie erst später in die eigentliche Zyklose eintritt. In dieser Ruhelage nimmt sie allmählich reine Kugelform an; die Zuspitzung am ursprünglichen Vorderende verstreicht zuletzt. Bei Vakuolen mit ziemlich spitzen Spindelenden dauert es relativ lange, bevor sie völlig abgekugelt sind.

Auffallende Spindelform zeigen die Nahrungsvakuolen der Vorticellinen nach der Ablösung vom Schlund. Als Ursache dafür zieht Bütschli die bei einzelnen Formen (z. B. *Epistylis umbellaria*) nachgewiesene Existenz eines langen sogenannten Schlundrohrs in Betracht, durch das hindurch die Vakuole unter Vermittlung von Schlundkontraktionen gepreßt werden soll. Erst nach Passierung dieses Rohres wird allmählich die Kugelform angenommen. — Wie wir bei *Paramaecium* sehen, ist die Spindelform von der Existenz eines Schlundrohrs gänzlich unabhängig. Sie ist gleichfalls, was auch für die Ablösung vom Schlunde selbst gilt, von Kontraktionszuständen des Schlundes (die bei *Paramaecium* ganz fehlen) unabhängig. Ebenso unabhängig ist sie schließlich wohl auch — und das gilt auch für die anfänglich auffallend schnelle Bewegung der Vakuole — vom umgebenden Sark. In diesem sind keinerlei Vorkehrungen für eine Einflußnahme auf Form und Bewegung der Vakuolen nachweisbar; wir finden nur das langsam strömende körnchenreiche Hyaloplasma, in dem Gerüstbildungen, die einen Druck und Zug ausüben könnten, völlig mangeln, das vielmehr durch die schnelle Bewegung der Vakuole passiv mitgerissen wird, so daß, wie bemerkt, die Vakuole einen Schwanz lebhaft strömender Körnchen nach sich zieht. Am besten läßt sich der Bewegungsvorgang nach der Ablösung als eine Ansaugung der Vakuole ins Entosark hinein bezeichnen.

Nach Nirensteins Befunden dürfte sich an der Ablösung der Vakuole vielleicht auch das unmittelbar die Mundöffnung wie ein Wall (der reichlich Körnchen enthält) umgebende Entosark beteiligen, indem es einen seitlichen Druck ausübt, also sich nach Art eines Ringmuskels kontrahiert. Insofern das im Wall unmittelbar an die Vakuolenhaut angrenzende Hyalom selbst festere Beschaffenheit angenommen, sich derart der Vakuolenhaut angeähnlicht hat, ja gewissermaßen als Verdickung derselben gelten darf, erscheint allerdings eine solche Kontraktionswirkung möglich; jedenfalls ist aber in erster Linie die Vakuolenhaut, durch eigene Kontraktionen, Ursache der Ablösung. Die Vakuolenhaut erscheint auch als alleinige Ursache der raschen progressiven Bewegung zum Hinterende des Tieres, die von der Zyklose ganz unabhängig ist. Und zwar dürfte es das spitz sich ausziehende Hinterende der Vakuole sein, das eine

Strömung im Hyalom auslöst, die nach rückwärts zu verläuft und die Vakuole nebst deren Gefolgschaft (Körnchen) mit sich reißt. Auch die Bildung der Vakuole selbst kann nur als Wirkung des in der Haut sich sammelnden Materials aufgefaßt werden (siehe weiteres in § 20).

Die Ablösung der Vakuole und ihre ersten Bewegungen zeigen in manchen Fällen Besonderheiten, auf die ich hier nicht näher einzugehen brauche.

B. Gregarinen.

§ 15. *Monocystis agilis.*

Ich bespreche hier nur die eigenartige Lokomotion von *Monocystis agilis* aus dem Regenwurmhoden, ohne auf andere Lokomotionsweisen andrer Gregarinen einzugehen. Eine genaue Schilderung des hier behandelten Themas ist bis jetzt nicht gegeben worden. Nach STEIN, LIEBERKÜHN, SCHMIDT und BÜTSCHLI handelt es sich bei *Monocystis agilis* in erster Linie um Strömungserscheinungen des Entosarks, die durch Kontraktionen des Ektosarks bedingt werden. Man beobachtet ein Hin- und Herströmen des Entosarks im Sinne der Längsachse des Tieres, das mit Form- und Ortsveränderungen verknüpft ist, also ein Verhalten, wie es für andre Gregarinen nur ausnahmsweis, z. B. für *Clepsidrina blattarum*, gilt, da hier die Lokomotion gewöhnlich ohne jede Formänderung und ohne deutliche innere Strömung sich vollzieht. Vielmehr erinnert *M. agilis*, wie besonders BÜTSCHLI betont, in seiner Lokomotion in mancher Hinsicht auffallend an die Hyalodromen (Amöben), von denen es sich jedoch durch echte Kontraktionserscheinungen unterscheidet. Neuere Forscher, z. B. LÜHE (1904), betonen vor allem die Ähnlichkeit der Bewegung mit der Darmperistaltik, legen also das Hauptgewicht auf die Kontraktionen der von VAN BENEDEN entdeckten zirkulären Fibrillenschicht.

Bevor ich die Lokomotion näher analysiere, muß ich die Anwesenheit starrer Borsten auf der Pellicula der von mir in Samenblasen von *Allolobophora foetida* beobachteten Monocystisform erwähnen. Bereits STEIN gibt die Anwesenheit solcher Borsten auf der ganzen Oberfläche bei *M. agilis* aus den Samenblasen von *Lumbricus communis* an; bei Exemplaren aus Blasen von *L. agricola* beobachtete er „griffelartige Fortsätze“ nur an einem Körperende. Es ist nun interessant, daß an Schnitten von Samenblasen der *A. foetida* die hier getroffenen Monocystisexemplare* auch nur an einem Ende

[1]) Das Material verdanke ich Herrn Dr. H. JOSEPH.

einen dichten Borstenbesatz aufweisen, während der sehr voluminöse Körper im allgemeinen Borsten nur spärlich trägt. Ich hielt diesen Unterschied erst bedingt durch unvollkommene Konservierung, vermag aber, angesichts der STEINschen Angabe, diese Ansicht kaum aufrecht zu erhalten. Es dürfte sich vielleicht um eine zweite Art handeln, die mit der *Gregarina lumbrici* HENLES, bei der auch an einem, bemerkenswerterweise aber am dickeren Körperabschnitte, Borsten vorkommen sollen, zusammenfallen würde. Auch für die STEINschen Exemplare, für die gleich endständige Anordnung der Borsten gilt, dürfte dasselbe gelten. Auch SCHMIDT unterschied zwei Monocystisarten nach der Verteilung der Borsten, nämlich die *M. agilis* mit allgemeinem Borstenbesatz und die *M. cristata* mit Borsten an einem Ende. Für die erstere Form hat RUSCHHAUPT, der irrtümlicherweise die Borsten für anhaftende Spermatozoiden hielt, den Namen *M. porrecta* aufgestellt und CUÉNOT gab ihr den Namen *M. pilosa*. Selbstverständlich ist der STEINsche Name *M. agilis* für die in toto borstige Form beizubehalten. Die nur an einem Körperende borstentragende Form, die schon HENLE sah, ist als *M. lumbrici* zu unterscheiden. Ich erwähne hier noch, daß die von CUÉNOT gegebene Darstellung der Borsten beider Formen sich von meinen Befunden stark unterscheidet, so daß immerhin die Existenz noch weiterer Arten möglich erscheint.

Monocystis agilis wurde ausschließlich intra vitam untersucht. Im länglichen Körper bemerkt man ein Strömen des Entosarks entsprechend der Längsachse, abwechselnd in der einen und anderen Richtung. Zu Abschluß jeder Strömungsphase ist immer das jeweilig in der Strömungsrichtung hinten gelegene Körperende von heller Beschaffenheit; es besteht nur aus klarem flüssigen Hyaloplasma (wie wir die helle Grundsubstanz des Körpers wohl ohne weiteres nennen dürfen), das dem Entosark entstammen dürfte und in welches hinein sich die Körnelung zapfenartig fortsetzt. (Fig. 19*g*, die die Struktur darstellt, entspricht nicht diesem Zustand, sondern dem in Fig. 19*f* dargestellten.) Die Strömung ist nun eine verschiedenartige, je nachdem sie in der Lokomotionsrichtung des Tieres erfolgt oder in entgegengesetzter Richtung. In Fig. 19 *a—f* geben die zwischen den Tieren eingezeichneten Pfeile die Lokomotionsrichtung an, die in den Tieren eingezeichneten dagegen die Strömungsrichtung des Entosarks. Figuren *a* und *d* stellen Ruhezustände zwischen den Strömungsphasen vor. Der Unterschied beider Strömungsphasen ist folgender:

Die Strömung des Entosarks entgegengesetzt zur Lokomotionsrichtung (Fig. *d—f*) ist durch Kontraktion des Ektosarks (Myo-

fibrillen) bedingt. Der Körper zeigt eine von vorn nach hinten fortschreitende Kontraktionswelle, in deren Bereich das sonst gar nicht deutlich unterscheidbare Ektosark als dünner Ringwulst nachweisbar ist. Es liegt also eine Peristaltik des Ektosarks vor, durch welche das leicht bewegliche Entosark seiner Hauptmasse nach von vorn nach hinten verschoben wird. Eine Lokomotion wird durch diese Kontraktionswelle nicht bewirkt; das Tier verharrt ruhig am Orte, höchstens schwankt es ein wenig gegen rückwärts hin. Ganz anders liegen die Verhältnisse bei der Strömung des Entosarks nach vorn zu, in der Lokomotionsrichtung. An dieser Strömung (Fig. *a—c*) beteiligt sich das Ektosark in keiner Weise; es gibt hierbei keine peristaltische Welle. Vielmehr strömt das Entosark breit nach vorn zu, wie als würde es in dieser Richtung durch ein unsichtbares Agens geworfen, und diese Strömung bewirkt ein Vorwärtsrücken des ganzen Tieres um einen geringen Bruchteil der Körperlänge. Indem sich beide Strömungsweisen rasch vollziehen und rasch aufeinander folgen, vermag immerhin das Tier in kurzer Frist eine nicht unansehnliche Strecke zurückzulegen.

Hindert irgend ein Gegenstand den Vormarsch, so wendet sich der Vorstrom seitlich und das Tier umgeht das Hindernis. Oder aber die Strömungsphasen wechseln und nach einer kurzen Zwischenzeit, in der beide Strömungsarten nicht deutlich unterschieden werden können, verläuft nun die Peristaltik in entgegengesetzter Richtung, also nach dem ursprünglichen Vorderende hin, das so zum Hinterende wird, während der Lokomotionsstrom gegen das frühere Hinterende hin erfolgt, dies somit zum Vorderende stempelnd. Das Tier erscheint also nicht polar differenziert, wie es wohl für die Amöben gelten dürfte, wenigstens nicht in Hinsicht auf die Lokomotion. In Hinsicht auf die Defäkation dürfte allerdings eine polare Differenzierung gegeben sein. Denn ich fand an einem Ende eines Tieres Anhänge, die wohl nur als Fäzes gelten konnten, und die bald vorn, bald hinten lagen, je nach der Richtung der Lokomotion. — Auf Unregelmäßigkeiten in der Strömung gehe ich hier nicht ein, da sie mir unwichtig erscheinen. Bemerkt sei nur noch, daß der als helle Stelle sichtbare Kern im Entosark seine Lage wechselt und in keinem Falle dem Hinter- oder Vorderende zugeordnet erschien.

Der Lokomotionsstrom ist durchaus vergleichbar der Sarkströmung bei den Amöben und wohl auch nur aus der gleichen Ursache heraus zu erklären. Auf diese Ursache wird im folgenden Abschnitt eingegangen werden. Wie sich die hier beschriebene Lokomotion zu der von SCHEWIAKOFF erklärten (?) ruhig gleitenden

Lokomotion der echten Gregarinen verhält, vermochte ich leider nicht zu prüfen; es scheint mir aber durchaus nicht ausgeschlossen, daß auch bei der letzteren Entosarkströmungen eine Rolle spielen, da die SCHEWIAKOFFsche Erklärung nicht allen ihren Eigenheiten gerecht und neuerdings (CRAWLEY) ja auch stark angegriffen wird.

C. Metaphyten.

Die Bewegungen des Pflanzenplasmas spielen sich innerhalb fester Hüllen, im Weichkörper ab, repräsentieren also ausschließlich Strömungen innerhalb von Zellen, nicht Formveränderungen dieser. Eine Ausnahme machen nur die nackten Myxomyceten, die zur Lokomotion befähigt sind und leider hier nicht berücksichtigt werden können; auch die Bewegung der Diatomeen, Schwärmsporen etc. kommt hier nicht zur Sprache. Von inneren Strömungen sind zwei Arten bekannt. Man unterscheidet die Zirkulation von der Rotation. Für die letztere ist Vorbedingung der Mangel innerer Sarkstränge, welche die Zellsafthöhle durchsetzen. Während bei der Zirkulation die Strömungen in mannigfaltiger Richtung längs des lebenden Wandbelags der Zelle (Primordialschlauch MOHL) verlaufen und von diesem aus auf die Sarkstränge, in die der Kern eingebettet ist, übertreten, um wieder zur Wand zurückzukehren, vollzieht sich die Rotation in ganz bestimmten Bahnen im allein vorhandenen Wandbelag, der somit gleichsam, wenigstens in seiner inneren, an den Zellsaft grenzenden Schicht (Körnerschicht, PRINGSHEIM) in gleichmäßig rotierender Bewegung befindlich erscheint. Indessen existiert kein prinzipieller Unterschied beider Strömungen zueinander und es finden sich, bei vermittelnder Anordnung des Sarks, Übergänge zwischen beiden, auch kann durch Reiz die Zirkulation in Rotation übergeführt werden (HAUPTFLEISCH).

Ich untersuchte ausschließlich die Zirkulation, und zwar an dem so überaus günstigen Objekt: Blütenhaare des Kürbis. Über die Zirkulation und die Struktur der Zellen, an denen sie sich abspielt, liegt eine große Literatur vor, aus der ich nur die Arbeiten von M. SCHULTZE, HOFMEISTER, BRÜCKE, BÜTSCHLI, CRATO und M. HEIDENHAIN hervorhebe. Das Pflanzenzellsark gilt, wie das der Protozoen, im allgemeinen als Paradigma wabiger Struktur. Hier bekehrte sich sogar M. HEIDENHAIN, ein ausgesprochener Anhänger der Fadenlehre, zur Wabentheorie, wenn er sie auch mit der Fadenlehre, in allerdings sehr wenig glücklicher Weise, zu vereinigen suchte. Ich war deshalb sehr gespannt, welche Erfahrungen ich beim Kürbis machen würde. Um es kurz zu sagen,

ich fand, daß es kaum ein besseres Beispiel gibt als das Pflanzensark, um sich von einer intra vitam präexistierenden Fadenstruktur zu überzeugen. Es ist mir rein unerfindlich, wie jemand, der die Blütenhaare des Kürbis untersucht, Anhänger der Wabenlehre sein kann. Meinem Befunde wurde auch von den Herren unseres Institutes, denen ich sie demonstrierte, zugestimmt. Die schöne Figur 20 zeichnete unser ausgezeichneter Zeichner, Herr Kasper, direkt nach dem lebenden Objekt, an dem er dasselbe sah wie ich.

§ 16. *Cucurbita pepo.*

Die Substanz der Sarkstränge erfährt eine fortwährende Verschiebung. Dementsprechend zeigt das Zellinnere unausgesetzt ein neues Bild; die Stränge verdicken sich und diese klumpigen Anschwellungen wandern und sammeln sich lokal zu größeren Sarkanhäufungen, denen auch oft der Kern zugeführt wird; dann lösen sie sich wieder in Stränge verschiedener Dicke auf, die sich aneinander verschieben, Querverbindungen eingehen oder auch ganz eingezogen werden. Während an den dünneren Strängen wabige Struktur selten deutlich hervortreten soll, findet man sie dagegen an den tropfig-klumpigen Anschwellungen, denen z. B. Heidenhain eine deutliche Alveolarschicht und radiale Wabenanordnung zuschreibt. Die oft scharf hervortretende Fibrillierung der Stränge wird von Bütschli auf reihige Anordnung der Waben zurückgeführt. Doch gibt Crato an, daß sich Waben röhrig und diese Röhren wiederum fädig auszuziehen vermögen und auch Heidenhain beobachtete direkt festfädige Einlagerungen verschiedener Länge, die sich mit den Körnchen verschieben und bereits von Brücke, M. Schultze u. a. gesehen wurden.

Zur Entscheidung der Strukturfrage schien es mir am besten, von den zartesten Sarksträngen auszugehen, die, je nach der Tubuseinstellung, als helle oder dunkle Linien, eingerahmt von dunklen oder hellen Säumen, erscheinen. Es handelt sich um feinste Fäden, die, wie an den Filopodiennetzen, eine bestimmte minimale Dicke nicht unterschreiten. Sie entsprechen den auch von Crato und Heidenhain erwähnten fädigen Elementen, die direkt als Elementarfäden zu deuten sind. Sie spannen sich zwischen den dickeren Strängen hier und da aus, rutschen an diesen entlang, verfließen mit andern Fäden oder Strängen, ragen nicht selten auch frei in den Zellsaft vor und lassen dann Bewegungen, wie Schlängeln, Krümmen usw. erkennen. Indem sie sich ringartig zusammenbiegen, vermögen sie Anschnitte von Waben vorzutäuschen; wenn nun, was gelegentlich eintritt,

mehrere, bzw. viele solcher Ringe oder auch nur leicht gekrümmte Fäden gegen einen Punkt der Zellwand hin zusammenfließen, entstehen Maschensysteme (siehe unten in Fig. 20), wie sie CRATO als Systeme von Alveolen dargestellt hat, die aber bei genauer Betrachtung, besonders bei Beobachtung ihrer Entstehung, ihre fädige Struktur sicher feststellen lassen.

Die dickeren Stränge erweisen sich, besonders an abgeflachten Stellen, deutlich längsstreifig und sind deshalb als Fadensummen aufzufassen. Nirgends finden sich Querverbindungen der Streifen, was ich besonders gegen M. HEIDENHAIN betone, der sie deutlich erkannt haben will. Sie können durch ruhende, an den Streifen haftende Körnchen vorgetäuscht werden — das gleiche gilt auch betreffs des deutlich längsstreifig struierten Wandbelags der Zellen —, doch fällt es leicht, sich von dem Irrtum zu überzeugen, sobald die Bewegung der Körnchen aufs neue beginnt. Ein Strang wechselt andauernd seine Form, indem sich Fäden an ihn anlegen oder von ihm abheben, sich krümmen, frei in die Zellhöhle vorschieben und an ihm abrutschen. Es bilden sich Gablungsstellen, an denen man zwischen den Fäden dünne schwimmhautartige Flüssigkeitslamellen (rechts in Fig. 20), ganz entsprechend den von den Filopodien beschriebenen, sieht. Somit gibt es auch in den Pflanzenzellen einen Flüssigkeitsmantel an den Fäden, der hier gleichfalls als Peri- oder Interfilarsubstanz bezeichnet werden soll und seiner Beschaffenheit nach Hyaloplasma vorstellt. In ihm verschieben sich die Körnchen.

Die Stränge sind oft varikös geschwellt und man beobachtet Wanderung dieser Varikositäten. Eingehendes Studium, besonders der Entstehung solcher Anschwellungen, zeigt, daß sie aus gekrümmten Fäden und aus Körnern bestehen; ihre oft tropfige Form ergibt sich aus der Anwesenheit der Perifilarsubstanz. Innerhalb solch wandernder Varikositäten erfolgt die Verlagerung des Gerüsts, an der auch der Wandbelag partizipiert; es kann sich aus Sarktropfen durch Streckung der Fäden ein dünner Strang entwickeln, dem sekundär immer reichlicher Material zuströmt, der demnach sich beträchtlich zu verdicken vermag. Diese Gerüstwanderung, die eigentliche Sarkbewegung, erfolgt im allgemeinen langsam. Dauert sie in einer bestimmten Richtung an, so kommt es zu einseitigen Stauungen des Sarks, die sich nach einiger Zeit wieder aufzulösen vermögen. Solchen Massenverschiebungen folgt auch der Kern, dessen Position also auch dem Wechsel unterworfen ist.

Viel lebhafter als die Sarkbewegung erfolgt die Körnchenströmung, betreffs deren auf die Schilderung der Retikulatenfilopodien

(Abschnitt 1, § 3) verwiesen werden kann. Neben den winzigen kuglig oder ellipsoid geformten Körnchen, deren Größe geringen Schwankungen unterworfen ist, kommen auch Körnersummen vor, die wie kleine geschwellte Stäbchen oder Fädchen (sog. Leptothrixfäden HEIDENHAINS) erscheinen, gleichfalls rasch an den Fäden und Strängen entlanggleiten und sich dabei zu krümmen und zu schlängeln vermögen. Nicht immer dürfte es sich bei den Fädchen nur um Summen verklebter Körnchen handeln; vielmehr läßt sich aus der glatten Beschaffenheit mancher Fädchen, die nur an den Enden leicht kolbig verdickt sind, schließen, daß sie durch Wachstum aus Einzelkörnchen entstanden sind. Ob solche Fädchen jugendliche Elementarfäden oder eine Bildung besonderer Art darstellen, ließ sich nicht entscheiden. HEIDENHAIN leitet die Fäden von der plasmatischen Substanz ab, aus deren Schaumlamellen sie durch Verdichtung (Fibrillierung) und durch Zerfall der so gebildeten Fibrillen entstehen sollen. Von derartigen Vorgängen vermochte ich nichts wahrzunehmen. Auch die von CRATO angegebene amöboide Formveränderung der Körnchen (bei ihm Physoden genannt) vermochte ich nicht zu bestätigen, will sie aber durchaus nicht in Abrede stellen. Gleich den Körnchen, nur langsamer, verschieben sich auch die Chromatophoren an den Sarksträngen; an ihnen kommen leichte Formveränderungen, die aber zur Fortbewegung nicht in Beziehung stehen, gelegentlich zur Beobachtung (von CRATO speziell für die Chromatophoren der Braunalgen angegeben).

Von BRÜCKE wurde scharf zwischen der „langsamen, ziehenden oder kriechenden“ Bewegung des Sarks und der „schnelleren fließenden“ Bewegung der Körnchen unterschieden. Unter den späteren Forschern ist besonders M. HEIDENHAIN seinem Beispiele gefolgt, während M. SCHULTZE sich gegen die Unterscheidung aussprach, da die „ziehende oder kriechende Bewegung größerer Protoplasmamassen mit sehr verschiedener Schnelligkeit abläuft und bei geringer Größe der Protoplasmamassen mit der Körnchenbewegung an Schnelligkeit übereinstimmt“. Dieser SCHULTZEschen Anschauung ist durchaus beizustimmen. Soweit die Sarkbewegung Strömung ist, d. h. soweit eine Ortsveränderung von Gerüstteilen in Frage kommt, ist sie prinzipiell gleichartig mit der Körnchenbewegung und jedenfalls sind für beide die gleichen Ursachen anzunehmen. Wir sahen, daß innerhalb gleitender Tropfen sowohl Körnchen wie Fäden verlagert werden; aber auch isolierte Fäden können, besonders bei Annahme von Ringform, an den Strängen entlang gleiten. Daß die winzigen Körnchen schneller den Ort wechseln als größere Sark-

massen, erscheint selbstverständlich. Scharf zu unterscheiden vom Sarktransport ist nur die Kontraktionsbewegung des Gerüsts, die in der Biegung, Schlängelung und Knickung von Fäden zum Ausdruck kommt. Sie mag unter Umständen die Lokomotion begünstigen, ist aber als deren Ursache nirgends aufzufassen.

In diesem Sinne spricht sich jedoch Brücke aus, der vom Gerüst überhaupt nur Kontraktionsbewegungen kennt und 1861 sagt: „Man wird sich durch das Fortrücken des Wulstes (eines Wulstes der Vakuolenhaut an Urticabrennhaaren) nicht täuschen lassen, zu glauben, daß das sog. Protoplasma fließe; denn man weiß, daß eine Kontraktionswelle der Länge nach über eine ganze Muskelfaser abläuft und schließlich alle Teile derselben doch wieder am alten Ort sind. Selbst wenn ein singulär gebildeter Teil des Zellenleibes durch das ganze Sehfeld fortrückt, darf man sich dadurch nicht verführen lassen, in den alten Irrtum zurückzufallen. Ich habe solche Teile verfolgt und gefunden, daß sie endlich stehen und dann langsam wieder gegen ihren früheren Ort hin zurückkehren. Die Bewegung war kein Fließen, sie war eine Folge der Kontraktilität."

Diese Angabe mag für einzelne Fälle gelten, im allgemeinen jedoch ist sie falsch, da ein Gerüsttransport sicher stattfindet, wie ja die Befunde aller späteren Autoren ergeben haben. Für Brücke handelte es sich darum, die Körnchenbewegung zu erklären und er bedurfte dafür einer kontraktilen stabilen Substanz, innerhalb deren, eben durch ihre Kontraktion, die Körnchen verlagert werden sollten. Er verglich in dieser Hinsicht das Enchylem dem Blute, das innerhalb des tierischen Körpers durch Kontraktion umhüllender Organe, mitsamt seinem geformten Inhalt, verlagert wird. Bei R. Heidenhain findet sich der Vergleich der plasmatischen Kontraktionsbewegung mit den peristaltischen Bewegungen der Darmwand. Gegen diese Beurteilung hat sich bereits M. Schultze ausgesprochen, der besonders die oberflächliche Lage der Körnchen an den Plasmasträngen betont. Bei M. Heidenhain findet sich auch in neuester Zeit eine Erklärung der Körnchenbewegung durch Kontraktionsvorgänge an den Schaumlamellen des Sarks, in welchem nach ihm die Körnchen gelegen sind. Da es Schaumlamellen nicht gibt, so entfällt auch der Erklärungsversuch.

4. ABSCHNITT.

Theorie des Hyaloplasmas.

Die ziemlich zahlreichen Befunde meiner Arbeit geben mir Anlaß zur Aufstellung einer Theorie über Struktur und Bewegung

des Plasmas, die im folgenden darzulegen sein wird. Ich entwickle zunächst unter *A* die strukturelle Grundlage meiner Theorie, gebe dann unter *B* eine Kritik der bis jetzt aufgestellten wichtigsten Theorien über Plasmastruktur und -bewegung und erörtere zum Schluß unter *C*, wie ich mir das Zustandekommen von Lokomotion, Strömung und Bewegung, immer natürlich unter voller Berücksichtigung des Tatsachenmaterials, vorstelle. Rein theoretisch ist nur der Schlußparagraph gehalten, in dem ich die vitalistische Seite des Geschehens näher diskutiere.

A. Elementarstruktur.

§ 17. Tagmen und intertagmatische Substanz.

Aus den Abschnitten 1—3 dieser Arbeit geht hervor, daß in Protisten- und Metaphytenzellen (für die Metazoenzellen gilt das gleiche, worüber ein andermal zu berichten sein wird) eine Substanz vorkommt, die ich als Hyaloplasma (Hyalom) bezeichnet habe. Sie erscheint im allgemeinen als Flüssigkeit, kann aber auch, z. B. in den Vakuolenwandungen, festere Beschaffenheit annehmen; bei den Linodromen, Infusorien und Metaphyten (auch bei den Metazoen im allgemeinen) ist sie neben einem geformten Gerüst (Linom) vorhanden, das dagegen bei den Hyalodromen vollständig fehlt. Auf das Linom wird nur in § 20 mit kurzen Worten eingegangen werden, hier haben wir uns allein mit dem Hyaloplasma zu beschäftigen, das, wie eben der Befund an den niedersten Protistenformen lehrt, in sich alle Potenzen auch des Gerüsts einschließt, so daß das letztere nur als eine Differenzierungsstufe im ursprünglich gleichartigen Bewegungsplasma erscheint. Das Hyaloplasma ist das primäre Plasma. Aus ihm hat sich nicht allein das Linom, sondern auch das Chondrom (körnige Substanz des Sarks) herausdifferenziert. [1]) Es gibt Amöbenformen, in denen die Körnelung fast ebenso vollkommen fehlt wie das Gerüst, wobei ich natürlich vom Kern, der sowohl Gerüst wie Körner stets enthält, ganz absehe. Der Kern wird von mir später einmal in Hinsicht auf seine Gerüststruktur und auf seinen körnigen Inhalt besprochen werden. Bei der Dickdarmamöbe aus dem Frosch vermißt man das Sarkchondrom nicht selten fast ganz; die Potenzen, die wir dem Chondrom zuzuschreiben haben, müssen hier also im Hyaloplasma enthalten sein. Daraus folgt die primäre Natur des Hyaloms, die aus dem folgenden

---

[1]) Die Ausdrücke Hyalom, Linom und Chondrom wurden von mir 1902 in meiner Histologie aufgestellt.

leicht verständlich werden wird. Man kann deshalb das Hyalom auch als eigentliches Ur- oder Protoplasma bezeichnen.

Das Hyaloplasma zeigt fest bestimmte und variable Charaktere. Fest bestimmt ist im allgemeinen seine chemische Beschaffenheit, variabel seine Struktur. Chemisch ist es durch das Vorkommen zweier Substanzarten gekennzeichnet, die zwar bis jetzt weder isoliert dargestellt, noch genauer auf ihre atomistische Zusammensetzung geprüft wurden, die aber aus ihrem Verhalten sich deutlich genug zu erkennen geben und an deren Existenz deshalb nicht zu zweifeln ist. Die eine Substanz steht den Eiweißkörpern nahe, wird sogar vielfach direkt als Eiweißkörper bezeichnet, obgleich, wie gesagt, ihre chemische Überprüfung durchaus unzureichend zu solcher Aussage erscheint. Die zweite Substanz gehört zu den fettartigen Körpern und soll mit Overton hier als Lipoidsubstanz bezeichnet werden. Ihrer Anwesenheit verdankt das Hyalom sein charakteristisches Verhalten zum Wasser und anderen Krystalloiden, worauf weiter unten einzugehen ist. Beide Substanzen dürften aufs innigste gemischt im Plasma vorliegen; ihre spezifische Ausbildung, sowie ihr quantitatives Verhalten bestimmt den variablen Charakter des Hyaloms, der in der Struktur zum Ausdruck kommt. Mit der elementaren Struktur des Hyaloms haben wir uns jetzt zu beschäftigen.

Im allgemeinen erscheint das Hyalom von homogener Beschaffenheit; Ausnahmen kommen nur spärlich vor und wurden in Abschnitt 2 für einige Hyalodromen beschrieben (siehe darüber § 11). Wir fanden jedoch, daß auch das homogene Plasma geformte Teilchen enthält, die sich aufs engste den mikroskopisch nachweisbaren Granulationen, sowie ferner den Entosark- und Filopodienkörnern anschließen, bzw. als Ausgangspunkte für deren Ausbildung anzusehen sind. Somit ist durchwegs im Hyalom eine granuläre Substanz von einer intergranulären zu unterscheiden. Da die granuläre Substanz das strukturelle Aussehen des Hyaloms bedingt, so ist sie zweckmäßig als Struktursubstanz zu bezeichnen. Diese Bezeichnung empfiehlt sich auch deshalb, weil unter granulärer Substanz gewöhnlich eben nur eine bestimmte Ausbildungsweise der im Plasma enthaltenen geformten Substanz verstanden wird, weil ferner von den geformten Teilchen das Gerüst abgeleitet werden muß, das in erster Linie eine bestimmte Sarkstruktur bedingt. Für die intergranuläre Substanz wird sich weiter unten eine passende Bezeichnung ergeben.

Die im Hyalom nachweisbare Struktursubstanz ist von zahlreichen Forschern auf Grund des chemischen Befundes angenommen, bis jetzt aber morphologisch nicht nachgewiesen worden. Den ersten

direkten Nachweis erbringen die mitgeteilten Beobachtungen an Difflugien, aus denen hervorgeht, daß die leicht nachweisbaren Granulationen prinzipiell gleichwertig den im homogenen Plasma vorauszusetzenden Struktureinheiten sind. Es handelt sich jedenfalls in allen Fällen um Molekülkomplexe, deren Größe bei den verschiedenen Tierformen variiert, vorwiegend aber eine derartig geringe ist, daß sie sich zur Zeit dem mikroskopischen Nachweis entziehen. Wie man in kolloiden oder in mechanischen Suspensionen die submikroskopischen Teilchen aus ihrem optischen Verhalten (Reflexion des Lichtes = Tyndallphänomen) mit Sicherheit zu erschließen vermag, so werden jedenfalls auch künftige Methoden die intravitale Präexistenz der im homogenen Plasma bei Abtötung hervortretenden Strukturteilchen erweisen. Die Strukturteilchen sind von Nägeli (1887) Micellen, von Pfeffer im gleichen Jahre Tagmen genannt worden. Von anderen Bezeichnungen sehe ich hier ab, da diese nicht das rein Morphologische an den Teilchen, sondern ihre physiologische Bedeutung betreffen. Ich werde hier den Ausdruck Tagmen anwenden, obgleich ihn Pfeffer zugunsten der Bezeichnung Micellen später aufgab. Erstens ist das Wort Tagma = Strukturteilchen in seiner Bedeutung sehr zutreffend gewählt (Tagma bezeichnet den nach Gesetzen geordneten Haufen, in unserem Falle also den nach bestimmten Gesetzen geordneten Molekülhaufen), zweitens ist uns Zoologen der Ausdruck durch die Engelmannschen Inotagmen der quergestreiften Muskelfasern bereits geläufig, drittens verstand Nägeli unter dem Micell einen Kristall, der nach Art aller Kristalle aus einer Mutterlauge sich herausbildet, also gewissermaßen spontan entsteht, während Pfeffer, obgleich er sich im allgemeinen an Nägeli anschließt, doch in seinen Aussagen über das Tagma weniger bestimmt ist und in diesem Mangel einer Präjudikation Gelegenheit für die spätere Anpassung des Wortes an einigermaßen abweichende Begriffe bietet. Mit dem Wort Micell ist der Vergleich des Organismus mit dem Anorganismus notwendigerweise verbunden und es daher für jede Theorie der lebenden Substanz, die diesem Vergleich widerstrebt, unbedingt unbrauchbar; das Wort Tagma hat nur rein morphologischen Wert und gestattet der theoretischen Verwertung beliebigen Spielraum.

Zwischen den Tagmen befindet sich die intertagmatische Substanz, wie wir die oben erwähnte intergranuläre Substanz zweckmäßig nennen können. Entsprechend dem Vergleich des Plasmas mit einem Kolloid repräsentiert sie das Lösungsmittel der kolloidalen oder Struktursubstanz. Selbständig ist sie in keinem Falle

nachweisbar, denn auch in den Fällen einer granulären Plasmastruktur kann doch die Intergranularsubstanz nicht ausschließlich auf das Lösungsmittel bezogen werden, da eine, wenn auch minimale Ausfällung von Tagmen auch intergranular bei Fixierung des Plasmas eintritt oder wenigstens nicht unbedingt in Abrede gestellt werden darf. Wie weit die bei Pikrinsäurekonservierung bei *Amoeba ranarum* nachgewiesene tropfig vorquellende Substanz (§ 11) auf die intertagmale Substanz bezogen werden darf, läßt sich zur Zeit noch nicht angeben. Aus allen bis jetzt gemachten Befunden erhellt nur das eine mit voller Bestimmtheit, daß die intertagmatische Substanz kein Wasser ist. Der Glanz hyaloplasmatischer Tropfen sowie ihr physikalisches Verhalten sind nicht oder doch nicht ausschließlich aus der Anwesenheit der Struktursubstanz zu erklären. Eiweißartige Tagmen müßten sich ohne weiteres mit Wasser mischen, was für das Hyalom aber nicht gilt. Wir sind vollauf berechtigt — wie ja auch von Bütschli und anderen Forschern angenommen wird —, von der Anwesenheit einer fettartigen Substanz im Hyalom zu reden, wenn es sich natürlich auch nicht um ein reines Fett oder Öl, dessen Nachweis nicht schwer fallen würde, handeln kann.

Auf die Anwesenheit einer fettartigen Substanz im Hyaloplasma verweisen vor allem sehr wichtige Befunde Overtons, die im folgenden kurz darzulegen sind. Overton stellte 1899 die Ansicht auf, daß die eigentümlichen osmotischen Eigenschaften der lebenden Zellen wohl auf „auswählender Löslichkeit“ des Plasmas für die diosmierenden Stoffe beruhen dürften. Denn alle Verbindungen, die in Äther, fetten Ölen und ähnlichen Lösungsmitteln leicht löslich sind (leichter als in Wasser), dringen rasch in die Zellen (speziell in die Pflanzenzellen) ein, solche dagegen, die in Wasser leicht, in Äthyläther oder fetten Ölen jedoch nicht oder nur sehr schwer löslich sind, nicht oder doch nur sehr langsam. Derart dringen schnell ein alle Alkaloide, nicht aber ihre in Äther etc. nicht löslichen Salze; ebenso die basischen Anilinfarbstoffe, nicht aber ihre sulfosauren Salze, die in ihrer Löslichkeit den Salzen der Alkaloide entsprechen; schließlich auch die basischen und indifferenten Narkotika, die organischen Antiseptika und gewisse gebräuchliche Fixierungsmittel. Da nun in allen bis jetzt daraufhin geprüften Zellarten fettartige Stoffe chemisch nachgewiesen wurden, und zwar in erster Linie Cholesterin und Lecithin, die Overton im Verein mit anderen gelegentlich noch vorhandenen kurz als Plasmalipoide zusammenfaßt, so nimmt Overton an, daß es diese Lipoidsubstanzen sind, denen das Plasma seine osmotischen Eigenschaften dankt, indem

die erwähnten Kristalloide in ihnen günstige Lösungsbedingungen finden.

Die Frage nach der Ursache der sog. osmotischen Eigenschaften der Zellen hat uns hier nicht zu beschäftigen, die OVERTONschen Anschauungen sind hier nur insofern für uns interessant, als sie die Anwesenheit und enorme funktionelle Bedeutung fettartiger Substanzen im Plasma sehr nahe legen, wenn nicht erweisen. Sie begegnen sich durchaus mit den oben mitgeteilten morphologischen Befunden, die sie ebenso stützen, als sie durch jene gestützt werden. Auch OVERTON verneint die reine Fett- oder Ölnatur der in Frage stehenden Substanzen; dagegen spräche z. B., daß Algenfäden bei tagelangem Liegen in 2‰iger Lösung von sekundärem Natriumkarbonat keine Schädigung erfahren, während andernfalls Verseifung eintreten müßte. Sie müßte ja auch im alkalisch reagierenden Blut der Wirbeltiere, besonders bei der höheren Temperatur, wie sie das Blut der Vögel und Säuger aufweist, eintreten. Die OVERTONschen sowie meine Befunde bieten auch eine Erklärung für das längst bekannte (HOPPE-SEYLER, E. SCHULTZE u. a.) Vorkommen des Cholesterins in allen lebenden Zellen, das angesichts der chemischen Inaktivität dieses Körpers bislang überraschen mußte. Sie stehen auch in Einklang mit der Tatsache, daß das Plasma von außen Wasser aufzunehmen vermag, bzw. leicht dafür durchlässig ist, denn verschiedene Ester und Gemische von Cholesterin mit andern fettartigen Körpern können bedeutende Mengen Wasser aufnehmen, so z. B. Lanolin, das mehr als das doppelte Gewicht Wasser aufnimmt, ferner das Cholesterin-Lecithingemisch des Nervenmarks. Dabei gilt im allgemeinen Nichtmischbarkeit mit Wasser, wie es ja auch beim Hyaloplasma der Fall ist.

Nach PFEFFER sollen die osmotischen Eigenschaften der Pflanzenzelle auf dem Verhalten der äußeren Plasmahaut — äußerste Schicht der sog. Hautschicht des Primordialschlauchs — und der inneren Vakuolenhaut — Grenzschicht der Körnerschicht des Primordialschlauchs gegen die Zellsaftvakuole hin — beruhen. Doch betont er, daß auch das übrige Plasma zur Herstellung einer gleich wirksamen Haut befähigt sei, wenn es z. B. durch Verwundung in direkte Berührung mit dem Wasser tritt. Durch die hier gemachten Mitteilungen wird dies Verhalten des Plasmas ohne weiteres verständlich, da Lipoidsubstanz, die eben nach OVERTON für die osmotischen Qualitäten in Betracht kommt, überall im Sark vorhanden ist. Einiges Bedenken muß erregen, daß die Zellen nach dem Abtöten ihre osmotischen Eigenschaften verlieren. OVERTON

glaubt hierfür das Verhalten der Struktursubstanz verantwortlich machen zu dürfen. Ohne Zweifel ist ihm darin auch in vieler Hinsicht zuzustimmen, da wir auch intra vitam die intertagmatische Substanz unter dem Einfluß der Struktursubstanz stehend finden (siehe unten in § 20); doch muß betont werden, daß durchaus nicht alle Stoffaufnahmen des Plasmas aus auswählender Löslichkeit durch die Lipoide erklärt werden können und für solche Fälle der Entfall der Osmose nach der Abtötung der Zelle ganz selbstverständlich erscheint.

Die Ergebnisse dieses Paragraphen lauten folgendermaßen. Das Hyaloplasma besteht aus einer in Form von Tagmen auftretenden Struktursubstanz und aus einer homogenen flüssigen Intertagmalsubstanz von Lipoidcharakter, in die Wasser in verschiedener, oft wohl recht beträchtlicher Menge aufgenommen sein kann, ohne daß sie sich direkt mit Wasser mischte. Die intertagmatische Substanz, mag sie nun wasserfrei oder wasserhaltig sein, ist als Lösungsmittel der Struktursubstanz, falls man den Vergleich des Plasmas mit einem Kolloid vertreten will, aufzufaßen. Für unsere weiteren Betrachtungen erscheint dieser Vergleich durchaus wertlos; denn wir begegnen Beziehungen des Kolloids zum Lösungsmittel, die ihresgleichen in der toten Welt nicht haben. Will man die Beziehung des Lipoids zu den Tagmen zutreffend charakterisieren, so empfiehlt es sich, jenes als Arbeitssubstanz, diese insgesamt als lebende Substanz zu bezeichnen. Die lebende Substanz bedient sich des Lipoids für bestimmte, vor allem für Bewegungszwecke. Indem ich diese Auffassung hier äußere, greife ich dem Inhalt der letzten Paragraphen voraus, dem wir uns zunächst noch nicht zuwenden können, da vorher die bis jetzt aufgestellten Plasmatheorien einer kurzen Kritik unterzogen werden sollen.

B. Theorien der Plasmastruktur und -bewegung.

Von Theorien der Plasmastruktur und -Bewegung kommen für uns nur jene in Betracht, die sich mit homogenem Plasma beschäftigen, da hier auf die Gerüstfunktion nicht eingegangen werden soll (siehe über das Gerüst nur wenige Worte am Schluß von § 20). Immerhin sind zwei Gruppen von Theorien zu unterscheiden, je nachdem man dem Plasma überhaupt keine Struktur — mindestens soweit geformte Teilchen (Tagmen) in Betracht kommen — oder eine Struktur, die von isolierten kleinsten Teilchen gebildet wird, zuspricht. Keine Rücksicht auf geformte Teilchen nehmen die Oberflächenspannungstheorien, die zur Zeit die verbreitetsten

sind; dagegen setzen die Quellungstheorien Teilchen voraus. Es seien zunächst die Oberflächenspannungstheorien berücksichtigt.

§ 18. Oberflächenspannungstheorien.

Die Oberflächenspannungstheorien, wie sie vor allem von Quincke, Bütschli, Rhumbler und Jensen vertreten werden, legen besonderes Gewicht auf den Vergleich des Plasmas mit Flüssigkeitstropfen. Ich fühle hier nicht das Bedürfnis, im einzelnen all die Gründe, die für die reinflüssige — teils homogene (Quincke, Jensen), teils schaumige (Bütschli, Rhumbler) — Struktur des Plasmas, speziell des Protistenplasmas, angeführt worden sind, zu diskutieren, um so mehr, als ich ja selbst die flüssige Natur des Hyaloplasmas vertrete und in dieser Hinsicht meine früheren Anschauungen (siehe Histologie 1902 und Vitalismus 1903) eine, wenn auch nur geringe, Abänderung erfahren haben (für das Metazoenplasma, wie ja auch für das der Linodromen, Infusorien und Metaphyten nehme ich nach wie vor, für letztere drei Gruppen jetzt sogar mit viel größerer Berechtigung, gerüstige Struktur an, deren Existenz sich ja mit den inneren Strömungserscheinungen durchaus verträgt, wie diese Arbeit, vor allem in § 12 und 16, deutlich gezeigt hat). Ich wende mich vielmehr ohne weiteres den Hypothesen über die Entstehung der Bewegungserscheinungen zu, gehe dabei aber aus von den Befunden an leblosen Tropfen, die entweder von homogener oder von schaumiger Beschaffenheit sind.

Quincke bringt einen Öltropfen in Wasser und läßt einseitig dem Tropfen einen feinen Strahl alkalischer Flüssigkeit zuströmen. Bei Anwesenheit freier Fettsäuren im Öl kommt es zur Seifenbildung. Die Seife breitet sich an der Grenze des Öls zum Wasser aus und wird von letzterem gelöst; sie setzt die Oberflächenspannung des Öls bedeutend herab, bedingt dadurch eine Vorwölbung des Tropfens, bis die, entsprechend dem kleineren Krümmungsradius hier verstärkte Spannung der im unveränderten Oberflächenbereich herrschenden Spannung das Gleichgewicht hält. Zugleich bedingt die Ausbreitung der Seife Wirbel im Öl und im angrenzenden Wasser. Im Öl strömt Substanz nach dem Berührungspunkt, an dem sich der Tropfen vorwölbt; derart kommt immer frisches Öl in Berührung mit der alkalischen Flüssigkeit, neue Verseifung tritt ein und neue Spannungsverminderung, die zu andauernder Formveränderung des Tropfens und zur Fortbewegung führt. Indem die rückwärtige Tropfensubstanz sich nach dem Punkt verminderten Druckes hinbegibt, verlagert sich der ganze Tropfen in der Richtung gegen die zufließende alkalische Flüssigkeit hin.

Die zuführende Strömung im Öl (axialer Zuführungsstrom), der periphere Ausbreitungsstrom der Seife und der zu ihm parallele Außenstrom im Wasser können durch Zusatz von Kienruß und Tusche leicht sichtbar gemacht werden. Während QUINCKE für die Fortbewegung des Tropfens vorwiegend die an diesem selbst wahrnehmbaren Strömungen in Betracht zieht, rechnet BÜTSCHLI auch mit den Außenströmen, die bei ihrem Verlauf nach rückwärts vorn gewissermaßen im Wasser eine Region niedrigen Druckes schaffen, in welche der Schaumtropfen (BÜTSCHLI operierte mit Schäumen) eingesogen wird. Bemerkt sei, daß QUINCKE 1894 den Außenströmungen auch Bedeutung zuschreibt; er spricht hier speziell über die Bewegung der Myelinfiguren.

Bei Amöben werden nun ähnliche Ströme wie bei den Öl- oder Schaumtropfen beobachtet und zur Erklärung der lappigen Pseudopodienbildung (Lobopodien) herangezogen. KÜHNE, F. E. SCHULZE, ENGELMANN, VERWORN, BÜTSCHLI, RHUMBLER u. a. erkannten den axialen Zuführungsstrom zum Pseudopodium, der sich in vielen Fällen hier an der Oberfläche fontäneartig ausbreitet und als Ausbreitungsstrom nach rückwärts verläuft. F. E. SCHULZE verfolgte ihn bei *Pelomyxa*, wo der axiale Strom eine mächtige Entwicklung aufweist, bis zu einer ruhenden Außenzone am Tier, die wie ein Gürtel das innere vorwärtsströmende Sark umschließt. Nach RHUMBLER biegt bei *Amoeba blattae* der (von ihm Fontänestrom genannte) Ausbreitungsstrom an der Basis des Pseudopodiums gegen innen um und geht in den axialen Strom über (Fontänewirbel). Gewöhnlich fehlt der Ausbreitungsstrom ganz, so bei der rasch kriechenden *Amoeba limax* (VERWORN), deren schneller axialer Strom am Pseudopodienende erstarrt.

Zur Erklärung der Amöbenbewegung ziehen QUINCKE und BÜTSCHLI die Erfahrungen an Flüssigkeitstropfen in Betracht. QUINCKE nimmt an der Oberfläche der Amöben eine sehr dünne, mikroskopisch nicht nachweisbare Ölhaut an, an deren Innenfläche lokal Verseifungen durch das angrenzende alkalisch reagierende Sark eintreten sollen. Es bildet sich eine Art „Eiweißseife“, die sich längs der Ölhaut ausbreitet (Ausbreitungsstrom) und dabei die Oberflächenspannung herabsetzt; indem immer neue Sarkteile durch den axialen Strom zur Ölhaut herangeführt werden, folgt der einfachen Pseudopodienbildung die Lokomotion.

Da BÜTSCHLI sich zuerst mit der Annahme einer Ölhaut nicht zu befreunden vermochte, zog er einen peripheren Ausbreitungsstrom, der durch das Platzen oberflächlich gelegener Waben

und Enchylemerguß nach außen auf das Sark entstehen soll, zur Erklärung der Oberflächenspannungsverminderung in Betracht. Ein solch peripherer Strom bedingt das Auftreten konformer Außenströme im umgebenden Wasser. Nun mußte sich aber Bütschli beim Studium von *Pelomyxa* überzeugen, daß solche Außenströme nicht existieren; nur bei starker Sarkströmung tritt ein schwacher Außenstrom auf, der aber dem Ausbreitungsstrom gerade entgegen verläuft. Auf Grund dieser Beobachtung schloß sich Bütschli im Nachtrag seiner großen Arbeit über Plasmastrukturen (1892) der Ansicht Quinckes an, die er weiter spezialisierte. Dem Ausbreitungsstrom der Eiweißseife an der Innenfläche der Ölhaut soll ein konformer Strom in der Ölhaut selbst, und zwar in deren inneren Schichten, entsprechen. Diesem Innenstrom muß aus physikalischen Gründen ein entgegengesetzt verlaufender Strom in den Außenschichten der Ölhaut entsprechen. Bütschli verweist darauf, daß man durch Annäherung von Alkohol z. B. in den so überaus dünnen Lamellen einer Seifenblase Gegenströme hervorrufen kann. Wiederum dem Außenstrom in der Ölhaut soll der bei *Pelomyxa* beobachtete Strom im umgebenden Wasser konform sein.

Diese Ansicht erfuhr durch Befunde Blochmanns an *Pelomyxa* eine scheinbare Bestätigung. Blochmann fand nämlich, wie in § 6 geschildert ward, an der Oberfläche der von ihm genauer untersuchten Tiere eine sehr feine hyaline Hautschicht, welche starre Cilien trägt, und vermochte durch die Anwesenheit dieser Cilien bei der Lokomotion der Tiere eine Verschiebung der Hautschicht, konform mit dem axialen Innenstrome und ebenso konform mit im umgebenden Wasser durch Karmineinstreuung sichtbar gemachten Außenströmen nachzuweisen. Unter der Hautschicht verläuft am Lokomotionsende des Tieres der Ausbreitungsstrom entgegengesetzt zur Bewegung der Hautschicht und zum Innenstrome. Von einem Strom in der inneren Partie der Hautschicht, der konform mit dem Ausbreitungsstrom verläuft, erwähnt Blochmann nichts; ein solcher Strom existiert nun in der Tat nicht und kann ja gar nicht existieren, da die Hautschicht eine Pellicula vorstellt, in der überhaupt keine Strömungen möglich sind. Bei der Lokomotion verschiebt sich natürlich auch die Pellicula in der Bewegungsrichtung, also konform mit dem axialen Strome, während der bei *Pelomyxa* vorkommende, bei der von mir untersuchten *Mastigamoeba* fehlende, Ausbreitungsstrom am vordern Körperende eine entgegengesetzt gerichtete Strömung, d. h. ein Abfließen der entoplasmatischen Körnchen unter der Pellicula, repräsentiert. Die

von BÜTSCHLI geforderte Ölhaut ist also in der von BLOCHMANN entdeckten Hautschicht nicht gegeben, um so weniger, als BÜTSCHLI selbst die Existenz einer Pellicula für alle Amöben (irrtümlicherweise) annimmt, so daß die Ölhaut noch außerhalb der Hautschicht gesucht werden müßte.

RHUMBLER geht bei seinem Erklärungsversuch der Amöbenbewegung von der Annahme einer Umbildung des Entosarks in Ektosark (sogenannter Ento-Ektoplasmaprozeß) aus. Schon ENGELMANN, PFEFFER und F. E. SCHULZE hatten eine solche Umbildung angenommen. Der Achsenstrom ist durch Vordringen des Entosarks an die Oberfläche bedingt; indem das Entosark sich hier im Fontänestrom ausbreitet, wird es der Einflußnahme des Außenmediums ausgesetzt, der man eine verdichtende Wirkung auf das Sark zuschreibt. Im allgemeinen wird das hyaline Ektosark als eine zähe Substanz betrachtet, die vorwiegend aus Hyaloplasma, also aus Schaumlamellen, besteht; bei der Verdichtung sollen das Enchylem, sowie die in den Lamellen eingelagerten Körnchen gegen das Körperinnere hin ausgepreßt werden. Indem nun das in Ektosark sich umwandelnde Entosark im Ausbreitungsstrom das früher oberflächlich gelegene Ektosark umfließt und in dieses Körnchen und Enchylem abgibt, wird dieses Ektosark in Entosark umgewandelt und kann nun selbst in den Axialstrom eintreten. Dieser sogenannte Ekto-Entoplasmaprozeß findet vor allem am Hinterende der Amöbe statt, wo beim Abströmen des Entosarks gegen vorn hin das Ektosark zusammenschrumpft und ins Innere einsinkt, also der verdichtenden Wirkung des Außenmediums entzogen wird.

Als eigentliche Ursache der Pseudopodienbildung, bzw. der Änderung in der Oberflächenspannung nimmt RHUMBLER eine Substanzänderung im Ektosark an. Das chemisch anomogen gewordene Ektosark reißt lokal bei der Spannungsverminderung ein und läßt Entosark an die Oberfläche treten, das sich unter dem Einfluß des Außenmediums zu Ektosark verdichtet. Manchmal erfolgt das Hervorquellen des Entosarks äußerst plötzlich, eruptionsartig; doch sind solche, auch von PENARD beschriebene Vorkommnisse als Ausnahmen zu betrachten. Sie verlaufen im übrigen typisch unter Ektosarkentwicklung. Als Anstoß zur Anomogenisierung des Ektosarks, die die Pseudopodienbildung einleitet, zieht RHUMBLER nicht bloß Einflüsse des Außenmediums, sondern auch innere Dispositionen in Betracht. Denn es kann unmöglich für das wechselvolle Verhalten der Amöben, besonders wenn viele Tiere nebeneinander unter gleichartigen Bedingungen sich vorfinden, die Außenwelt allein maß-

gebend sein; die inneren mitbestimmenden Faktoren entziehen sich jedoch zur Zeit unsrer Kenntnis. Daß das Entosark für die Pseudopodienbildung erst sekundär von Bedeutung ist, ergibt sich daraus, daß es, wie schon erwähnt wurde, gelegentlich bei den Formveränderungen des Körpers ganz unbeteiligt bleiben kann.

Die allgemein gehaltenen Erörterungen RHUMBLERS erfahren eine Spezialisierung durch VERWORNS Anschauung, nach welcher die chemische Substanzveränderung der Oberflächenschicht durch Einfügung von Sauerstoff in die Plasmamoleküle (Biogenmoleküle) bedingt sein dürfte. Hier ist also die Abhängigkeit der Pseudopodienbildung von der Umgebung scharf hervorgehoben. VERWORN stützt seine Ansicht auf die KÜHNEschen experimentellen Befunde, daß Pseudopodienbildung, überhaupt Sarkbewegung im allgemeinen, nur bei Anwesenheit von Sauerstoff möglich ist. Die Oxydation der Biogenmoleküle soll die Kohäsion im Ektosark herabsetzen und die Oberflächenspannung vermindern; indem die sehr labilen Moleküle spontan oder auf Reiz hin, nach der O-Aufnahme, zerfallen, wird die Spannung wieder erhöht. Somit entspricht der Oxydation eine Expansionsphase, dem Molekülzerfall eine Kontraktionsphase des Sarks. Durch den Ento-Ektoplasmaprozeß gelangt immer neues Sark an die Oberfläche, das oxydiert wird, während umgekehrt, durch den Ekto-Entoplasmaprozeß, die zerfallenden Moleküle in die Tiefe sinken und hier durch Nahrungs- und Kernstoffe restituiert werden. Dieser Anschauung schließt sich RHUMBLER im allgemeinen an.

JENSEN redet nicht von einer Oxydierung der Biogenmoleküle, sondern von einer assimilatorischen Änderung derselben. Die Verbindung der Moleküle mit dem Assimilierungsmaterial führt nach ihm zur Molekülvergrößerung, der selbstverständlich eine Verminderung der Molekülzahl auf gleichem Raume entspricht. Diese Verminderung bedingt aber eine Erniedrigung der Oberflächenspannung, da der Kohäsionsdruck proportional dem Quadrat der Molekülzahl ist. Umgekehrt bedingen dissimilatorische Veränderungen der Biogenmoleküle deren Abbau, daher Erhöhung der Molekülzahl und Steigerung der Spannung.

Zur RHUMBLERschen Theorie eines Ento-Ektoplasmaprozesses ist zu bemerken, daß letzterer in dieser Form gar nicht existiert. Es tritt wohl Hyaloplasma aus dem Entosark ins Ektosark über und umgekehrt, dadurch wird aber keine wesentliche Veränderung des Hyaloms bedingt, wie ja aus § 6—8 deutlich genug hervorgeht. Als Ursache der Amöbenbewegung kommt der genannte Prozeß überhaupt nicht in Betracht. Nicht allein, daß sehr oft das Entosark

überhaupt nicht zur Oberfläche gelangt und daher nicht verdichtet werden kann, es setzt ja die Erniedrigung der Oberflächenspannung, durch welche die Pseudopodienbildung und Lokomotion bedingt sein soll, auch eine „Anomogenisierung“ der peripheren Ektosarkschicht voraus, für die entweder äußere oder innere Einflüsse, die von der Differenz zwischen Ekto- und Entosark ganz unabhängig sind, die Ursache bilden. Interessant ist auch, wie verschieden RHUMBLER sich gegenüber BÜTSCHLI die Umbildung von Entosark in Ektosark vorstellt. Nach BÜTSCHLI soll die Undeutlichkeit, bzw. der völlige Mangel einer Struktur im Ektosark durch Dehnung der Wabenwände auf Grund von reicher Enchylemanhäufung in den Waben bedingt sein. Die Hyaloplasmalamellen sollen bis zur Unsichtbarkeit durch die Dehnung verdünnt werden können. Ganz im Gegensatz dazu vertreten aber RHUMBLER und JENSEN — und die meisten Protozoenforscher dürften ihnen darin beistimmen — die Ansicht, daß das Ektosark vorwiegend von Hyaloplasma gebildet wird und aus teilweiser Verdrängung des Enchylems die Homogenität der Zone sich ableitet. Beide Ansichten sind aber unhaltbar. Erstens erklärt keine von beiden das Undeutlichwerden der Struktur, da der optische Gegensatz von Enchylem und Hyaloplasma einfach durch Vermehrung der einen und teilweise Verdrängung der anderen Substanz nicht beseitigt werden kann. Zweitens verträgt sich mit BÜTSCHLIs Ansicht nicht die Zähigkeit vieler Außensubstanzen (es sei übrigens erwähnt, daß BÜTSCHLIs Ansicht für die Pseudopodien von Hyalopus (§ 2) aufgestellt wurde, wo gerade enorme Zähigkeit der Podialsubstanz vorliegt); mit RHUMBLERS Ansicht wiederum verträgt sich nicht die leicht flüssige Beschaffenheit des Ektosarks z. B. von *Amoeba limax.* Es muß immer im Auge behalten werden, daß Gerüststrukturen, falls sie vorhanden sind (was für die Amöben nicht gilt), mit Deutlichkeit hervortreten und nur durch Auftreten einer sehr zähen Perifilarsubstanz, wie z. B. in den Hyalopuspseudopodien, undeutlich gemacht werden können, unter bestimmten Umständen aber auch hier wieder hervortreten. Für die Amöben gilt solch Verhalten nicht, das Ektosark ist vielmehr immer homogen.

Eine physikalische Erklärung der Körnchenbewegung an den Filopodien der Retikulaten versuchte QUINCKE. Ihm scheinen die Filopodien „dünne ölbekleidete Eiweißfäden zu sein, längs deren feste eiweißhaltige Körnchen durch periodische Ausbreitung auf und ab geführt werden, ähnlich wie im Innern von Pflanzenzellen“. Auch hier würden durch Verseifung Ströme an der Grenze des Filopodiums und des angenommenen Ölmantels entstehen, durch die die Körnchen

passiv verlagert werden. Diese Erklärung schließt sich eng an die von QUINCKE versuchte Erklärung der Strömungserscheinungen in Pflanzenzellen an. QUINCKE unterscheidet einwärts von der Cellulosehaut eine sehr dünne Flüssigkeitsmembran aus fettem Öl oder flüssigem Fett, die er Plasmaschlauch nennt, vom übrigen teils schleimigen (Primordialschlauch), teils wässerigen (Zellsaft) Zellinhalt, der eiweißhaltig ist. Der Plasmaschlauch wäre der Plasmahaut PFEFFERS zu vergleichen, die jedoch von diesem Autor durchaus nicht als eine reine Fett- oder Ölschicht aufgefaßt wird. QUINCKE meint nun, daß „das in der Hautschicht der schleimigen Plasmamasse enthaltene Eiweiß" lokal an der Innenwand des öligen Plasmaschlauches Eiweißseife bilde, die sich ausbreitet und die schleimige Masse mit ihren Körnchen, Stärkekörnern und Chromatophoren in Bewegung versetzt, während die leicht bewegliche Flüssigkeit im Zellinnern wenig oder gar nicht mitgerissen wird. Der im Öl und im Eiweiß absorbierte Sauerstoff begünstigt die Seifenbildung; es kann durch ihn flüssiges Eiweiß in festes in Form von Fäden und Bändern an der Oberfläche des Plasmaschlauches verdichtet werden, das sich dann in dem wässerigen Zellsaft wieder löst. Aus solchen Bälkchen festen Eiweißes ergeben sich die Gerüststränge, die die Zellhöhle durchspannen und deren Form fortwährendem Wechsel unterworfen ist.

Alle diese Theorien über die Bedeutung der Oberflächenspannung für Erzeugung von Strömung und Lokomotion des Sarks sind gänzlich unhaltbar. In keinem Falle ist die Existenz einer Ölhaut (Plasmaschlauch) erwiesen und sie kann auch weder für die Amöben, noch für die Filopodien, noch für die Pflanzenzellen angenommen werden. Für die Pflanzenzellen geht das aus der Art der Entstehung der Zellhaut, aus der Existenz von Zellbrücken, die auf innige Beziehung der Hautschicht zur Cellulosewand deuten, vor allem auch aus den Versuchen OVERTONS hervor, die gerade das Nichteintreten von Verseifungen bei Anwesenheit alkalischer Substanzen erweisen. Daß die Filopodien keine Ölhaut in Umgebung der vitalen Körnchen tragen, erhellt aus dem Verhalten von großen Karminkörnern bei Berührung mit den Podien; die Perifilarsubstanz, die einzig und allein als Ölhaut aufgefaßt werden könnte, läßt sich außerdem an den Schwimmhäuten isoliert erkennen und erweist sich wohl als fettartig, aber nicht direkt als Öl oder Fett. Bei Amöben ferner, die von einer echten Pellicula umkleidet sind, könnte eine äußere Ölhaut keinerlei Bedeutung für die Entstehung von Sarkströmungen haben; verlegt man die Haut aber unter die Pelli-

cula, so erscheint letztere vom Sark abgesondert, während sie doch gerade die innigste Beziehung zu ihm aufweist. Versucht man nun gar, die Oberflächenspannungshypothese auf die Infusorien oder Gregarinen anzuwenden, so bedarf es kühnster Spekulationen, um die Hypothese mit den Beobachtungsfakten in einen scheinbaren Einklang zu setzen, weshalb denn auch bis jetzt eine derartige Anwendung im allgemeinen unterblieb. Es unterliegt aber keinem Zweifel, daß alle Sarkströmungen, weil an das Hyaloplasma gebunden und ihrem Wesen nach ganz identisch, aus ein und derselben Ursache heraus abgeleitet werden müssen.

Wohin man kommt, wenn man ohne Rücksicht auf die Beobachtung spekuliert, das zeigt JENSENS Erklärungsversuch der Filopodienbildung. Nach ihm gibt es im Filopodium einen axialen Zustrom, der Entosark vom Körper her zur Spitze des wachsenden Filopodiums hinführt, wo es in zäheres Ektosark umgewandelt wird und zur Vergrößerung des Podiums Verwendung findet. Nun ist aber kaum ein Faktum genauer bekannt, als daß die Strömung an den Filopodien peripher verläuft und die Achse von mindestens zäherer, in Wirklichkeit von fester Beschaffenheit ist. Es mußten also die Dinge geradezu auf den Kopf gestellt werden, damit die Theorie auf ihre Rechnung kam.

§ 19. Quellungstheorien.

Zwei Versuche gibt es, die zur Erklärung der Bewegungserscheinungen an und in pflanzlichen und tierischen Zellen — soweit präformierte Gerüste nicht in Betracht kommen — geformte Teilchen im Plasma und ihr Verhalten zur Intertagmalsubstanz in Betracht ziehen. Die eine Theorie ist von ENGELMANN (1879) speziell für die Pseudopodienbildung der Hyalo- und Linodromen, die andere von HOFMEISTER (1867) für die Strömungen in Pflanzenzellen aufgestellt worden. Beiden Theorien ist gemeinsam, daß sie als Intertagmalsubstanz das Wasser ansehen und die Bewegungserscheinungen auf Vermehrung und Verminderung des lokalen Wassergehalts zurückführen. Sie können deshalb als Quellungstheorien den Oberflächenspannungstheorien, die im vorhergehenden Paragraphen erörtert wurden, gegenübergestellt werden. Ich gehe zunächst auf die ENGELMANNsche Theorie ein.

ENGELMANN nimmt an, daß das Rhizopodenplasma eine elementare Struktur in Form von ultramikroskopischen kontraktilen und reizbaren Formelementen, die er, im Anschluß an PFEFFER, Inotagmen nennt, in wässeriger Lösung enthält. Die Inotagmen sind

faserähnliche Gebilde (Molekülverbindungen), die unter Wasseraufnahme sich zu verkürzen und im maximal erregten Zustande Kugelform anzunehmen vermögen. Diese Hypothese einer Inotagmenverkürzung bei der Verquellung stützt sich auf die bekannte Tatsache, daß verquellende Pflanzen- und Bindegewebsfasern sich kontrahieren, entquellende dagegen verlängern. Das Quellungswasser soll der Intertagmalsubstanz (Imbibitionswasser des Plasmas) entnommen und bei der Entquellung wieder in sie hinein abgegeben werden. Wird nun die Annahme gemacht, daß sich die Inotagmen regelmäßig in Reihen, der eigenen Längsachse entsprechend, aneinander anlegen und in dieser Anordnung durch Kohäsionskräfte zusammengehalten werden, also Fibrillen zu bilden vermögen, so muß ein Pseudopodium oder ganzer Zellkörper mit derartig ausgebildeter Tagmalstruktur bei der Verquellung der Inotagmen eine Verkürzung erfahren, während anderseits, bei der Entquellung, eine Expansion eintritt. Der Zustand längster Pseudopodienstreckung entspricht der völligen Entquellung der Inotagmenreihen; der Zustand maximaler Verkürzung der Pseudopodien und Abkugelung des Körpers der völligen Verquellung der Inotagmenreihen.

Dreierlei vollkommen hypothetische Elemente liegen in dieser Theorie eingeschlossen. Erstens ist vom Formwechsel der Tagmen (deren Existenz nach den Mitteilungen des vorhergehenden Abschnitts nicht zu bestreiten ist) gar nichts bekannt, wir haben vielmehr, bei nicht zu umgehender Deutung der Difflugiengranula als Tagmen, den direkten Beweis für die Formbeharrung der Tagmen in Händen. Somit fällt die spezielle Annahme von „Inotagmen“ ohne weiteres. Zweitens setzt die Theorie die reihenartige Anordnung der Tagmen in den Pseudopodien und im Körper, also eine, wenn auch nur vorübergehend auftretende Fibrillierung des Sarks voraus, von der, außer bei den Linodromen, bei Rhizopoden nichts nachweisbar ist. Finden wir doch gerade bei den Difflugien eine strömende und außerdem eine molekulare Bewegung der Tagmen in den Pseudopodien und im Ektosark überhaupt und müssen gleiches auch für die Tagmen der Amöben, obgleich uns diese selbst meist unbekannt bleiben, annehmen. Drittens endlich rechnet die Inotagmentheorie mit einer Aufnahme des Imbibitionswassers in die Tagmen, also mit einer Verquellung der elementaren Struktureinheiten des Plasmas. Wenn man die Tagmen für in allen Fällen mikroskopisch nicht nachweisbare Gebilde hält, ist natürlich gegen diese Annahme kein direkter Gegenbeweis, wenn allerdings auch kein direkter Beweis dafür zu erbringen. Indessen sind wir in keiner Hinsicht gezwungen, die aus-

schließlich ultramikroskopische Größe der Tagmen zu vertreten; es gibt keine scharfe Grenze zwischen zur Zeit mikroskopisch nicht sichtbar zu machenden und sichtbaren Tagmen; an letzteren aber müßte, ebenso wie ihre Form überhaupt, auch jede Veränderung der Form nachgewiesen werden können. Von solcher Formveränderung durch Quellung und Entquellung, also von Vergrößerung und Verkleinerung der Granula, ist nun im Difflugienplasma nichts zu bemerken. Zu bemerken ist noch für jene, die den Difflugiengranula die Bedeutung einer elementaren Struktur absprechen möchten, daß die tanzende (molekulare) Bewegung dieser Granula sich unmöglich mit der Existenz einer feineren fibrillären Struktur vereinigen läßt. Die ENGELMANNsche Theorie ist also im ganzen Umfang abzulehnen.

Es bliebe nun immerhin die Möglichkeit gegeben, daß es sich bei der Pseudopodienbildung um einen Verquellungsvorgang handelt. Ohne daß die Tagmen ihre Form änderten, könnten sie die Imbibitionsflüssigkeit — die nicht, wie ENGELMANN annahm, Wasser, sondern ein höchstens wasserhaltiges Lipoid ist — auf Reiz hin physikalisch oder chemisch an sich binden, also lokal im Hyalom eine Vermehrung der Intertagmalsubstanz bewirken. Einer solchen Vermehrung müßte, wenn sie sich in peripherer Lage abspielt, eine Formänderung des Sarks entsprechen; am Amöbenkörper würde sich ein halbkreisförmig umgrenztes Lobopodium vorwölben. Natürlich setzt diese Hypothese voraus, daß an andrer Stelle Intertagmalsubstanz zur Verfügung steht; man hätte etwa anzunehmen, daß einer „hier“ sich abspielenden Quellung eine „dort“ sich abspielende Entquellung entspräche. — Aber auch in dieser Form ist die ENGELMANNsche Quellungstheorie unhaltbar. Sie läßt ganz unaufgeklärt, wie ein gegebenes Pseudopodium sich zu verlängern vermöchte. Wenn lokal peripher sich eine Verquellung der Tagmen vollzogen hat, so ist eben damit der an den Tagmen vorausgesetzte Vorgang abgeschlossen und das Podienwachstum wäre nur durch Zuströmen nicht verquollener Tagmen möglich, wovon man doch erst wieder eine Ursache nachweisen müßte. Strömungen können wir uns nur nach jenen Punkten hin verlaufend vorstellen, wo Quellung stattfindet, nicht aber wo sie stattgefunden hat. Wenn wir nun aber an einer bestimmten Stelle der Amöbenoberfläche kontinuierlich Hyalom vorquellen sehen, wodurch Lokomotion in gerader Richtung, z. B. bei *A. limax*, bedingt wird, so kann es sich nicht um einen Quellungsvorgang der Tagmen handeln, vielmehr muß hier eine andere Ursache wirksam sein.

Die HOFMEISTERsche Theorie geht von der Veränderlichkeit des Imbibitionsvermögens des lebenden Plasmas für Wasser aus.

Hofmeister verweist z. B. auf die kontraktilen Vakuolen, in deren Auftreten und Verschwinden ja eben diese Veränderlichkeit drastisch zum Ausdruck kommt. Im Plasma sollen ultramikroskopische Teilchen enthalten sein, die periodisch eine gesteigerte Kapazität für Wasser erlangen, welche jedoch immer rückgängig wird. Wie in einem Kolloid sind die Moleküle von Wasserhüllen umgeben, die je nach dem Quellungszustand verschiedene Größe erreichen. Von den Molekülen, die Wasser von sich abstoßen, geht eine Strömung zu den Molekülen, die Wasser an sich reißen, wobei die wasserabgebenden Moleküle nebst ins Plasma eingelagerten größeren Körpern mitgerissen werden. Schreitet nun die Imbibition und Abstoßung im Plasma in bestimmter Richtung gleichmäßig fort, so ergibt sich eine Strömung, derart, wie wir sie in Pflanzenzellen beobachten.

Das wesentliche Moment dieser Hypothese ist das wechselnde Verhalten der letzten Plasmateilchen, die mit dem Tagmen Pfeffers zusammenfallen. Hofmeister nimmt periodische Imbibition des Plasmas auf Grund eines Strebens in den Tagmen, sich mit möglichst großen Wasserhüllen zu umgeben, an; von Formveränderung der Teilchen, wie Engelmann sie bei seiner Quellungshypothese vertritt, ist nicht die Rede. So sehr nun auch Hofmeister in dieser Hinsicht zuzustimmen ist, so muß doch auch seine Ansicht abgelehnt werden. Die Vorgänge im Hyaloplasma, mögen sie sich nun als Pseudopodienbildung oder als Strömungserscheinungen darstellen, sind überhaupt keine Quellungen und Entquellungen. Zwar läßt sich das für die Strömungserscheinungen in Pflanzenzellen zur Zeit nicht direkt erweisen, wohl aber für die Strömungen im Plasma der Hyalodromen, und da bei Gleichheit des strömenden Materials (Hyaloplasma) wohl auch die gleichen Ursachen hier wie dort angenommen werden dürfen, so entfällt auch die Erklärung für die Strömungen der Pflanzenzellen. Zunächst ist zu berücksichtigen, was bereits gegen eine erweiterte Fassung der Engelmannschen Theorie eingewendet wurde, daß nämlich ein Strömen von Quellungswasser nur von gegebenen Teilen zu andern gleichfalls bereits gegebenen stattfinden kann, wofür aber bei der Pseudopodienbildung die Vorbedingungen mangeln, da ja das Hyalopodium bei der Strömung erst entsteht. Das Bezeichnende der Pseudopodienbildung ist eben das Vorströmen des Hyaloplasmas über die Körpergrenzen hinaus. Betrachten wir nun die Pseudopodienbildung bei den Difflugien, so sehen wir, daß die Hyaloplasmagranulationen zunächst — wenigstens in sehr vielen Fällen — gar nicht an den

Vorgängen beteiligt erscheinen. Sie bleiben ruhig — abgesehen vom molekularen Tanze — an Ort und Stelle liegen und es strömt allein eine homogene Substanz vor, in deren Strömung hinein sie erst sekundär fortgerissen werden. Nun haben wir aber die Granulationen als Tagmen aufzufassen und bemerken also an ihnen keinen Quellungsvorgang, der, wenn er auch die Tagmen selbst unverändert ließe (Wasserhüllenbildung), sie doch jedenfalls voneinander trennen müßte, so daß sie von Anfang an sich im Podium verteilten. Will man nun aber die Granulationen nur als unwesentliche Einlagerungen, die mit der Pseudopodienbildung gar nichts zu tun haben, auffassen, so wird dadurch doch die Schwierigkeit der Erklärung nicht vermindert. Denn auch die Wasserhüllenbildung um verborgene, zwischen den Granula verteilte Tagmen müßte jene auseinandertreiben und sie sofort mit ins Pseudopodium hineinreißen. Ebenso müßten natürlich auch Entosarkkörner, die an der Bildungsstelle des Hyalopodiums gelegen sind, unbedingt immer sofort mit in das Podium hineinströmen, falls dessen Entstehung durch lokale Plasmaverquellung bedingt wäre. Nun sehen wir aber das Entosark gewöhnlich erst sekundär oder auch gar nicht, vor allem soweit die Körner in Betracht kommen, partizipieren und somit kann von einer Deutung der Pseudopodienbildung als eines Verquellungsvorgangs nicht die Rede sein. Dadurch wird aber auch die entsprechende Erklärung der Plasmaströmung in Pflanzenzellen sehr problematisch und es ist auf ihre Anwendung besser zu verzichten.

C. Theorie der lebenden Substanz.

§ 20. Strömung und Bewegung.

Bei Entwicklung meiner eigenen Anschauungen gehe ich von der Hyalopodienbildung aus. Als deren Prototyp betrachte ich die Bildung der Pseudopodien bei *Difflugia lobostoma* (siehe § 10). Wir finden hier das Ektosark von granulärem Hyaloplasma gebildet, das aus mikroskopisch unterscheidbaren Tagmen und einer homogenen intertagmatischen Grundsubstanz von Lipoidcharakter gebildet wird; der eventuelle Wassergehalt der letzteren kommt für uns nicht in Betracht. Auch in der homogenen Grundsubstanz kommen noch Tagmen vor, die erst bei Gerinnung sichtbar hervortreten; ihre Menge ist aber nur eine geringfügige, wie eben die Gerinnungsbilder lehren, und nicht vergleichbar der Menge ultramikroskopischer Teilchen in Plasmen, denen die sichtbaren Granulationen abgehen. Jedenfalls genügt es für uns, zunächst diese unsichtbaren Teilchen ganz zu vernachlässigen und nur mit den sichtbaren zu rechnen.

Insofern nun die Granula bei Entstehung eines Podiums zunächst ihre Position bewahren, ja an der Grenzlinie zum Podium sogar dichter zusammenrücken, nicht aber dem Strome folgen, ergibt sich ohne weiteres eine ganz bestimmte Abhängigkeit der Hyalopodienbildung von der Granulation, also deren aktives Verhalten. Bei passivem Verhalten müßten die Granula sofort im Strome sich verteilen. Wir begegnen hier derselben Aktivität wieder, die auch die Entosarkkörnchen aller Protozoen, sowie die strömenden Körnchen an den Filopodien der Linodromen auszeichnet, daß sie nämlich auf die flüssige Grundsubstanz des Hyaloplasmas Einfluß zu nehmen und in ihr Strömungen auszulösen vermögen. Auf die Eigenbewegung der erwähnten Körner wird weiter unten einzugehen sein; das aktive Verhalten der Hyalomgranula (Tagmen) stellt sich nun dar als eine Abänderung der physikalischen Beziehungen zur Arbeitssubstanz, die gewissermaßen nach einer bestimmten Richtung hin abgestoßen wird, während zugleich die Tagmen innige Beziehungen zueinander eingehen, nämlich die Dichte ihrer Verteilung ändern und eine Ruhelage einnehmen. Somit ergibt die kritische Betrachtung der Hyalopodienbildung sogleich zwei Vermögen der Tagmen: erstens das Vermögen, ihre Beziehungen zueinander, zweitens das Vermögen, ihre Beziehungen zur Intertagmalsubstanz abändern zu können.

Beide Vermögen genügen zur Erklärung aller hier in Betracht kommenden Bewegungserscheinungen, wenn wir noch die Annahme hinzufügen, daß diese Vermögen sich bestimmt gerichtet äußern. Es wird ja die Intertagmalsubstanz nicht nach allen Richtungen, sondern in ganz bestimmter Richtung vorgetrieben. Diese bestimmt gerichtete Vortreibung macht sich besonders deutlich bei der tropfenartigen Vorquellung von kurzen Zweigen oder Buckeln an den völlig ausgebildeten Pseudopodien bemerkbar. Hierbei kommt aber auch das Vermögen der Kohäsionsänderung deutlich zur Geltung, da die erst leicht verschieblichen Tagmen eng zusammentreten und nicht selten zu einem fast homogen erscheinenden Achsenstab sich zusammendrängen. Diese Fähigkeit einer Verdichtung des Kohäsionsgefüges kommt nun aber nicht nur den sichtbaren Teilchen des Plasmas, sondern auch den ultramikroskopischen zu. Die Außenkontur des Podiums erweist sich deutlich als eine doppelte, was der Existenz einer dünnen Rindenschicht entspricht. Bei der Fixierung tritt diese Rindenschicht noch deutlicher hervor und erweist sich ihrem Aussehen nach als ein Paratagma (Pfeffer), d. h. als eine flächenhafte dichtgedrängte Summe von Tagmen. Diese dichte

Anordnung ergibt sich beim Vorwärtsströmen des Hyaloplasmas momentan. Sobald die homogen erscheinende Plasmamasse am freien Ende des wachsenden Podiums anlangt, nehmen die unsichtbaren Teilchen, die peripher zu liegen kommen, Ruhelage ein, indem sie sich mit den anstoßenden zu einer festen Grenzhaut verbinden. Ausschließlich diese Grenzhaut ist für die Krümmungen und leicht schlagenden Bewegungen des Pseudopodiums verantwortlich zu machen; einer lokalen Verdichtung des Gefüges wird eine Einkrümmung des Podiums an der betreffenden Stelle entsprechen. Diese Haut ist aber nur eine vorübergehende Bildung, die bei der Entstehung von Seitenästen (Buckeln) des Podiums oder bei seiner Einziehung sofort wieder aufgelöst wird.

Wollten wir nun auch die Vergleichbarkeit der mikroskopisch sichtbaren und unsichtbaren Teilchen im Hyaloplasma der Difflugien bestreiten, so müßten wir doch beide angegebenen Vermögen auch den unsichtbaren Teilchen, die erst bei Gerinnung sichtbar werden, zuschreiben. Erstens sind Veränderungen im Kohäsionsgefüge auch bei Amöben leicht festzustellen. Sie ergeben sich aus der Ausbildung von Plasmahäuten (schon intra vitam), die durch ihren Glanz ihre Dichte gegenüber dem strömenden Plasma, aus dem sie doch hervorgingen, verraten, sie aber am fixierten Material noch weit deutlicher erkennen lassen. Auch das Haftenbleiben von Entosarkkörnern an ihnen, die erst in tollem Wirbel im vorströmenden Podium mitgerissen wurden, spricht für ihre Zähigkeit und die Ruhelage der Teilchen in ihnen. In der Bewegung der Podien drückt sich das Vermögen der Kohäsionsänderung nur deutlicher aus, nicht aber wird dadurch ein neues, erst weiterer Erklärung bedürftiges Moment eingeführt. Die Teilchen nähern sich lokal noch mehr, als es schon der Fall ist, wobei natürlich das ganze Podium in Schwingung geraten muß. Auf solche Weise wird auch die Entstehung der Vakuolenhäute sowie die Pulsation der kontraktilen Vakuolen ohne weiteres verständlich. Wie an der Peripherie des Sarks, so ordnen sich auch an der Grenze zu wässerigen Einlagerungen die Tagmen dichter als andernorts. Indem die Dichte des paratagmatischen Gefüges sich verstärkt, kommt es zur Kontraktion der Haut, die, falls zugleich eine sukzessive Ausstoßung von Teilchen aus dem Hautverband statthat, zum vollständigen Verstreichen der Vakuole führen kann. In der Ausstoßung von Teilchen ist die auf die Kontraktion folgende Zerfließung des Wandmateriales bereits angebahnt, und zwar wird, je energischer diese Ausstoßung erfolgt, ein desto ausgeprägteres spurloses Ver-

schwinden der Haut sich ergeben. Hier sei auch sogleich darauf hingewiesen, daß sich aus dem Vermögen einer Kohäsionsverdichtung die Möglichkeit einer Organisation im sonst flüssigen Hyaloplasma leicht ableitet. Die Vakuolenhäute haben wir als feste Gebilde aufzufassen; indem sie nun lokal in gleichfalls feste Beziehungen zu andern Vakuolen oder zum Kern, bzw. zur Pellicula, treten, oder indem auch in beliebig anderer Weise lokale feste Beziehungen von Tagmenmassen sich ergeben, entsteht gewissermaßen ein festes Strukturgerüst im Amöbenkörper, ohne daß ein fädiges Linom angenommen zu werden brauchte. Derart erscheint das Hyaloplasma als Vorstufe des Linoms, das als aus dauernd beständigen, fadenförmigen Anordnungen von Tagmen (Tagmorhabden) bestehend vorgestellt werden kann.

Das zweite Vermögen dokumentiert sich am Amöbenplasma in der ganzen Art der Podienbildung. Die vorströmende Hyalommasse setzt sich nicht selten scharf vom übrigen Ektosark ab und zeigt auch häufig eine dünnerflüssige Beschaffenheit, als sie den angrenzenden Teilen zukommt. Man kann daher, z. B. bei der Froschamöbe, die ursprüngliche Kontur des Körpers noch eine Zeitlang nach der Podienbildung als einen stärker glänzenden Saum, der erst allmählich undeutlich wird, unterscheiden (Fig. 8*c*). An solchem Saume können auch Entosarkkörner trotz heftigen Vorströmens der Podialsubstanz ruhig liegen bleiben. Daraus erhellt aber, daß die Podialsubstanz zunächst vorwiegend aus der Intertagmalsubstanz besteht, die von seiten einer bestimmten Tagmenmasse aus in Bewegung gesetzt, nach bestimmter Richtung gewissermaßen vorgeworfen wird. Vorwerfung, Vorstoßung, Verdrängung: das sind überhaupt diejenigen Bezeichnungen, die sich dem umbefangenen Beschauer des so interessanten Phänomens der Pseudopodienbildung ganz von selbst aufdrängen. Im Plasma steckt etwas Aktives, das auf entsprechend gelegene Plasmateile einwirkt und sie aus ihrer Lage drängt. Ist diese Verdrängung eine heftige und weitgehende, so wird schließlich auch die aktiv wirkende Masse mitgerissen und kann nun an anderen Stellen ihre Wirkung aufs neue entfalten.

Das hier Vorgetragene ist auch noch durch anderweitige Beobachtungen zu stützen. Während z. B. bei den Difflugien der homogene feste Grenzsaum der Podien nicht von den sichtbaren Tagmen gebildet wird, scheint das für den Grenzsaum des Körpers und der Pseudopodien bei *Amoeba fluida* zu gelten, wo mir der Grenzsaum selbst, nicht bloß eine ihm unmittelbar anliegende

Schicht des Ektosarks, aus Granula aufgebaut erschien (Fig. 13). Im gleichen Sinne sprechen auch die Bilder fixierter Exemplare. Besonders wichtig aber erscheint mir die in §§ 2 und 11 ausführlich erörterte Tatsache, daß die intra vitam frei beweglichen runden Granula bei der Fixierung untereinander Verbindungen eingehen, die zur Bildung netziger oder wabiger Gerinnsel führen; daß ferner echte Gerüstfäden untereinander Verbindungen einzugehen und diese wieder zu lösen vermögen (§ 12), kurz, daß also die Struktursubstanz die unbezweifelbare Fähigkeit, die Kohäsion in Plasma abzuändern, besitzt. Diese Tatsache kann gar nicht hoch genug angeschlagen werden und es wird in folgendem Paragraphen noch auf sie zurückzukommen sein.

Die Anwendung meiner Struktur- und Bewegungstheorie des Hyaloplasmas auf die Strömungen in Pflanzenzellen leuchtet von selbst ein. Hier kommen Kontraktionen (Kohäsionsverdichtungen) nicht oder nur nebensächlich in Betracht; Hauptsache ist die Verlagerung der Intertagmalsubstanz, die in bestimmter Richtung sich vollzieht und an welche auch die gleichsinnige Verlagerung der Tagmen selbst geknüpft ist. Das Plasma strömt, indem der eine Teil (Tagmen) den andern (Intertagmalsubstanz) in Bewegung setzt. Was für die Pflanzenzellen gilt, gilt auch für die Filopodien der Retikulosen: die Strömung der Peri- und Interfilarsubstanz (Hyaloplasma) erklärt sich in gleicher Weise. Auf die Existenz einer von den Körnchen unabhängigen Strömung mußte aus der strömenden Fortbewegung von Karminkörnern, die mit den Podien in Berührung treten, geschlossen werden. Die absolut passiven Karminkörner werden von Strömen gefaßt, die sie mit sich forttragen. Für die Existenz solcher Ströme ist nur die strömende Substanz, speziell die Tagmen in ihr, verantwortlich zu machen.

Über die Kontraktion der pulsierenden Vakuolen wurde schon ausgesagt. Betreffs der Ablösung der Nahrungsvakuolen vom Schlund und ihre rasche Fortbewegung ist folgende Ursache anzunehmen. Von der Vakuolenhaut geht lokal (am Hinterende) eine Wirkung auf das angrenzende Hyalom aus, welche dieses bzw. die in ihm befindliche Intertagmalsubstanz von der Haut abstößt, so daß es gegen das Hinterende des Tieres hin abströmt. Dadurch wird die Vakuole gegen rückwärts hin angesogen und zunächst spitz ausgezogen. Wenn nun zugleich die Beziehung zum Schlund sich löst, sinkt die Vakuole mit einiger Heftigkeit ins Plasma hinein und wird gegen rückwärts hin gerissen, selbst einen Schwanz von Körnchen etc. nach sich reißend. — Am schwierigsten zu erklären

ist die Entstehung sowohl der Nahrungs- wie der kontraktilen Vakuolen. Unbedingt ist die Bildungsursache im Hyalom, speziell in dem Tagmenmaterial, das die Vakuolenhaut liefert, zu suchen. Es kann sich nur um relativ heftige Abstoßung der einseitig angrenzenden Intertagmalsubstanz handeln. Die Tagmen der künftigen Nahrungsvakuolenhaut werden die Intertagmalsubstanz nach außen hin (außen von der Vakuole) abstoßen, dagegen die Tagmen der künftigen kontraktilen Vakuole gegen innen hin. Übrigens handelt es sich bei den kontraktilen Vakuolen nicht um die Intertagmalsubstanz, sondern um Wasser, dem höchstens sehr geringe Mengen ersterer beigemengt sein dürften.

§ 21. Die lebende Substanz.

Der große Vorzug der im letzten Paragraphen aufgestellten Theorie der Plasmaströmung und -bewegung gegenüber den in § 18 und § 19 diskutierten Oberflächenspannungs- und Quellungstheorien liegt darin, daß ich durchaus von beobachtbaren Vorgängen ausgehe, nicht bloß mikroskopisch unerweisliche Faktoren in Betracht ziehe. Ich vermag die Pseudopodienbildung der Difflugien aus dem Verhalten der sichtbaren Granulationen befriedigend zu erklären; dazu kommt aber noch, daß ich den Granulationen selbst kein anderes Wirkungsvermögen zuschreibe, als es notwendigerweise auch den Entosarkkörnern zugeschrieben werden muß. Die Eigenbewegung dieser letzteren, die auch von Bütschli anerkannt wird, ist nichts anderes als aktive Erzeugung einer bestimmt gerichteten Strömung im Hyaloplasma bzw. in dessen Arbeitssubstanz, welche das Korn passiv mit sich fortreißt. Das gleiche gilt aber auch für die Ektosarkgranulationen, die jedoch infolge gleichzeitiger Einwirkung auf benachbarte Granula ihre Lage wahren können, so daß zunächst nur die Intertagmalsubstanz (mit spärlicher Struktureinlage) vorströmt. Die Einflußnahme wiederum der Granula aufeinander kommt beredt in der Bildung von Brücken oder anders geformten Verbindungen zum Ausdruck, wie sie die Fällungsgerinnsel uns direkt zeigen. Man wird mir also wohl zugestehen müssen, daß ich bei der Aufstellung meiner Theorie vorsichtig vorgegangen bin und nur tatsächlich an den Zellen nachweisbare Erscheinungen verallgemeinert habe. All jenen, die ohne weiteres Erscheinungen, denen am anorganischen oder toten Materiale große oder ausschließliche Bedeutung hinsichtlich Form- und Kohäsionsänderungen zukommt, auf die Organismen anwenden, kann dagegen der Vorwurf nicht erspart bleiben, daß sie höchst willkürlich vorgehen und bestenfalls

äußerlichen Ähnlichkeiten Rechnung tragen, statt das wahre Wesen der Plasmavorgänge zunächst möglichst unbefangen und einwandfrei zu erforschen. Sie alle sind vom Dogma der mechanistischen Weltanschauung befangen, gemäß welchem an den Organismen sich nur Vorgänge wie an den Anorganismen abspielen sollen. Dieses Dogma wird durch meine mitgeteilten Beobachtungen vollkommen über den Haufen geworfen, denn die Befunde sind rein mechanistisch nicht genügend deutbar. Ich bin durch meine Arbeit mehr als je überzeugt worden, daß es eine spezifische lebende Substanz gibt, an der sich ein spezifisch vitales Geschehen äußert (siehe meinen Vitalismus 1903). Das soll im folgenden noch näher dargelegt werden.

Folgende Fragen türmen sich vor uns auf: Was ist eine lebende Substanz und welche Kräfte betätigen sich in ihr? Zunächst beschäftigen wir uns mit der ersteren Frage. Über sie ist in der letzten Zeit ein heftiger Streit entbrannt, der deutlich lehrt, daß die Frage, ob im Organismus besondere Kräfte wirken, durchaus nicht identisch ist mit der Frage, ob es eine lebende Substanz gibt. Ich werde mich hier nicht in Diskussion entgegenstehender Anschauungen einlassen, werde vielmehr nur meine eigenen entwickeln. Der Begriff der lebenden Substanz kann natürlich nur nach uns selbst gebildet werden. Wir sehen uns als eine wirkende Substanz, die bei ihrer Tätigkeit fortbesteht, nur eine Entwicklung durchmacht und schließlich stirbt, was beides aber für ihre spezifische Tätigkeit nicht in Betracht kommt. Wesentlich ist die Fortexistenz bei der Tätigkeit, in welcher Hinsicht sich die Organismen von den Anorganismen — beide als chemische Substanzen gedacht — unterscheiden. Wir wissen ja, daß das Leben durch chemischen Umsatz bedingt wird; während nun die anorganischen Substanzen, wenn sie chemisch zu anderen in Beziehung treten, ihre Eigenschaften total verändern, nämlich zerfallen und sich mit anderen zu neuen Körpern verbinden, bleibt der Organismus als solcher bestehen. Wir werden also von einer elementaren lebenden Substanz, unter welcher ja eben die Tagmen eventuell verstanden werden sollen, vor allem verlangen müssen, daß sie bei ihrer Tätigkeit fortbesteht. Das ist nun tatsächlich auch der Fall, wie ja im obigen ausführlich dargelegt ward.

Ein zweites Kriterium des Lebenden ist die Reizperzeption Da taucht sogleich die enorm schwierige Frage auf, was denn eigentlich das Reizgeschehen ist. Auch hierbei vermeide ich die Diskussion der Ansichten andrer, um um so ungestörter die meine entwickeln zu können. An andrer Stelle werde ich einmal das Verhältnis meines Standpunktes zu dem andrer eingehend behandeln. Reiz-

geschehen ist für mich nicht durch das Mißverhältnis zwischen Ursache und Wirkung charakterisiert — das ist ja nur ein negatives Charakteristikum —, sondern dadurch, daß hierbei Faktoren in Frage kommen, die beim anorganischen Geschehen keine Rolle spielen. Wir perzipieren nicht das an den Molekülen sich abspielende Geschehen, sondern eine Qualität, sei es nun Farbe, Ton, Druck, Wärme, Geruch oder Geschmack. In den anorganischen Substanzen erfolgt auch eine Perzeption eines beliebigen Geschehens, hier handelt es sich aber um Perzeption eines molekularen Vorgangs durch Moleküle, und, wenn wir das auch einen psychischen Vorgang nennen müssen — in der Welt ist ja alles psychisch —, so sind doch die perzipierten Qualitäten gänzlich unvergleichbar denen, die wir kennen. Ich beschränke den Ausdruck Reizgeschehen — und darin wird mir wohl jeder zustimmen — auf die Perzeption eines sinnlich-qualitativen Geschehens und die darauf erfolgende Reaktion. Von einem quantitativen Mißverhältnis zwischen Reiz und Reaktion ist zunächst gar nicht die Rede; das ergibt sich erst, wenn in das Reizgeschehen noch höhere, geistige Faktoren (Erfahrung, Allgemeinvorstellungen) eingreifen, die einem sehr geringfügigen Reiz außerordentliche Bedeutung verleihen und demnach auch die Reaktion zu einer äußerst ausgiebigen gestalten können.

Es unterliegt nun für mich keinem Zweifel, daß die Tagmen im hier vertretenen Sinne reizempfindlich sind. Daß eine Amöbe reizempfindlich ist, wissen wir; aber ebenso wie unsre Organe, z. B. Muskelfasern — auch ohne Vermittlung der Nerven — reizempfindlich sind, so wird es auch für die Teile der Amöbe gelten. Das im § 10 mitgeteilte Verhalten der Tagmen im Difflugienlobopodium auf Reiz hin erscheint mir als direkter Beweis. Ich bin überzeugt, daß wenn wir erst einmal in rationeller Weise das Verhalten der Plasmagranulationen studieren werden, d. h. uns nicht mehr bereits vor dem Studium einreden, diese Granulationen müßten tote Gebilde sein, sondern sie ganz unbefangen zu beurteilen suchen, daß dann die Reizempfindlichkeit als Grundeigenschaft aller Plasmastrukturen erkannt und somit deren Vitalität erwiesen werden wird.

Wüßten wir, daß Tagmen nur durch Teilung aus anderen Tagmen entstehen, so wäre die Beweiskette geschlossen und die vitale Natur der Tagmen unbezweifelbar. Vermehrung des Lebenden kennen wir nur durch Teilung, während anorganische Molekülaggregate stets durch Urzeugung entstehen. Für die Tagmen läßt sich Fortpflanzung nicht erweisen, immerhin aber wahrscheinlich machen. Man hat im Laufe der Zeit einsehen gelernt, daß nicht

nur ein ganzer komplizierter Organismus aus einem gleichen Organismus hervorgeht, sondern auch die Zellen nur aus Zellen, Kerne nur aus Kernen, Chromophoren nur aus Chromophoren, Plastiden (der Stärkekörner z. B.) nur aus Plastiden, Zentralkörner nur aus Zentralkörnern. Alle Plasmakörner dürften sich nur aus Plastiden herausdifferenzieren und die Plastiden ganz im allgemeinen aus anderen durch Teilung entstehen; diese Ansicht wird besonders von WIESNER vertreten. Die Tagmen sind aber wohl nichts anderes als ursprünglichste Plastiden; sind wir doch zu der Annahme direkt gezwungen, daß die bei *Hyalopus* auf Reiz, sonst allgemein im homogenen Hyaloplasma bei der Fixierung hervortretenden Granula nicht erst gänzlich neu entstehen, sondern nur Verklumpungen primär vorhandener Tagmen repräsentieren. Ich möchte auch darauf hinweisen, daß wir rein logisch eine Tagmenbildung durch Urzeugung (Auskristallisierung der Micellen, NÄGELI) gar nicht für möglich halten können. Denn wesentlich für die lebende Substanz ist die Darstellung als einheitlicher Körper trotz komplizierter Struktur, wie sie auch dem elementarsten Lebewesen zukommt. Das Lebende ist eine Einheit, aufgebaut aus einer molekular-räumlichen Vielheit. Das heißt aber: es gehört einer ganz anderen Welt an als die Anorganismen, deren Einheit an den Molekülen haftet, die als Körper nichts als Haufen von Molekülen sind, zum mindesten keine Einheiten von Summen differenter Moleküle, was bereits für das einfachste Lebewesen gelten muß. Somit komme ich zum Schlusse, daß auch die Tagmen notwendigerweise nur aus Tagmen durch Teilung entstehen können, daß sie also in jeder Hinsicht sich als lebende Substanz erweisen.

Ich komme nun zur zweiten Frage: welche Kräfte wirken in den Tagmen? Handelt es sich um ein rein physikalisch-chemisches Geschehen oder um ein besonderes vitales, das seinesgleichen nicht in der anorganischen Welt hat? Meiner Ansicht nach fällt die Antwort leicht. Wenn das Tagma — als Lebewesen — sinnlich perzipiert, so kann die ihm in der Perzeption zufließende Energie keine der bekannten Energiearten sein, da deren Aufnahme mit molekularer Perzeption verbunden ist. Da ferner die vitale Energie beim physikalisch-chemischen Stoffumsatz frei wird, so wird sie auch in diesen letzteren eingreifen können, ja für ihn — im Organismus — direkt notwendig sein. Sie wäre etwa vergleichbar der Wärme, die beim chemischen Umsatz frei wird und auch Bedingung für das Zustandekommen vieler chemischer Vorgänge ist, ohne daß sie doch zum Wesen des Vorgangs selbst in Beziehung stünde. Vitale Energie

kann natürlich auch in anderer Hinsicht — am sinnlich-stofflichen Material — Verwendung finden, doch kommt das hier für uns nicht weiter in Betracht. Was nun die vitale Energie ihrem Wesen nach eigentlich ist, das läßt sich selbstverständlich zur Zeit nicht genau angeben, da uns bis jetzt weder die spezifische Art ihrer Äußerung, noch ihre Beziehung zu anderen Energien näher bekannt ist; das hindert aber nicht, als gewiß anzunehmen, daß sie existiert, und zwar als ein Faktor, der einst rechnerisch in Betracht gezogen werden wird und sich von den anderen Energiearten nicht prinzipiell unterscheidet. Wie im Vorwort gesagt wurde, stellt sich die vitale Energie am auffälligsten als Lenkung des chemischen Geschehens im Organismus dar, ohne daß in solcher Lenkung ihr Wesen erschöpfend ausgedrückt wäre. Von Driesch, Reinke u. a. wird der vitale Faktor nur als Lenkung gedeutet, damit aber seine quantitative Beziehung zu den anderen Energiearten ganz in Abrede gestellt und so sein eigentliches energetisches Wesen ganz verkannt.

Ich betone übrigens, daß ich mir das Geschehen in der anorganischen Welt durchaus nicht ausschließlich als ein molekulares vorstelle. Ein Kristall ist nicht bloß eine Molekülsumme, sondern zugleich eine morphologische Einheit, die höheren Gesetzen untersteht, und schließlich dürfte das gleiche für jeden beliebigen anderen toten Körper gelten. In gewissem Sinne lebt also auch das Tote, wenn wir alles Geschehen vermittelst sinnlich-qualitativer Perzeption als Leben bezeichnen, wozu wir vollauf berechtigt sind. Immerhin wissen wir über das Leben der anorganischen Körper noch viel weniger als über das Leben der Organismen und können es daher zur Zeit ruhig vernachlässigen. Eine vertiefte Erfassung des organischen Lebens, wie ich sie anbahnen möchte, wird auch dem anorganischen Leben gerecht zu werden versuchen und noch überraschende Tatsachen zur Genüge ans Tageslicht fördern. Vorbedingung ist aber, daß die beschränkte mechanistische Weltanschauung überwunden wird

Der hier von mir vorgetragene Vitalismus ist fast völlig genau derselbe, den ich in meinem 1903 erschienenen Buche: Vitalismus, vertreten habe. Nur vertiefter wurde das Problem erfaßt und schärfer abgegrenzt, die Prinzipien blieben in der Hauptsache dieselben. (Siehe auch das Vorwort.) Betreffs meiner Stellungnahme zu Driesch verweise ich auf den im Biologischen Zentralblatt in diesem Jahre (Bd. 24, Heft 11) erschienenen Artikel: Vitalismus. Ich werde übrigens wohl noch oft Gelegenheit haben, auf die vitale Frage zurückzukommen, und werde mich dann ausführlicher mit anderen Forschern auseinandersetzen.

Ich kehre nun wieder zum engeren Thema dieser Arbeit zurück. Die Tagmen sind, wie ich nicht zweifle, lebende Teilchen, welche in den Energieumsatz, der in ihrer Umgebung statt hat, lenkend einzugreifen vermögen. Daß chemische Vorgänge bei der Lokomotion und Bewegung eine Rolle spielen, ist nachgewiesen. Wir wissen, daß beiderlei Geschehen von der Zufuhr von Sauerstoff (KÜHNE), wenigstens bei den aëroben Organismen, abhängen. Ohne Sauerstoff keine Strömung und Bewegung. Notwendig ist weiterhin die Zufuhr von Nahrungsstoffen, die durch den Sauerstoff verbrannt werden. Bei der Verbrennung, auf deren Ursache und Art und Weise hier nicht einzugehen ist, wird latente Energie entbunden; die frei gewordene Energie nun untersteht dem Einflusse der Tagmen, welche sie zur Abänderung der Kohäsion im Plasma, zur Erzeugung von Strömungen verwenden. Wie das im einzelnen geschieht, darüber kann zur Zeit nichts Näheres ausgesagt werden. Doch bin ich überzeugt, daß wir auch in dieser Hinsicht weiterkommen werden, wenn nur erst das Geschehen als solches genauer analysiert sein wird. Diese Arbeit repräsentiert ja nur einen ersten Schritt auf dem ganz neuen Gebiete.

Nachtrag.

Das letzte Heft des Archivs f. Protistenkunde (Bd. 6, Heft 1) brachte eine Arbeit von H. SCHUBOTZ über *Amoeba blattae*, in der im Sark der Amöbe neben den Bakterienfäden (siehe diese Arbeit pag. 24) noch echte, vorübergehend auftretende Plasmafäden unterschieden werden. Diese letzteren sollen den von BÜTSCHLI seinerzeit beschriebenen entsprechen, nicht die ersteren. Dem muß ich entschieden widersprechen. Die BÜTSCHLIschen Angaben beziehen sich ganz offenkundig auf die Bakterienfäden, wie die Beschreibung unzweideutig lehrt. Gibt es bei *A. blattae* noch Plasmafäden, von denen ich aber keine Spur wahrnahm, so sind sie seinerzeit von BÜTSCHLI übersehen worden.

Literaturverzeichnis.

Literatur zum 1. Abschnitt: Linodromen.

1878. BRANDT K., Über die Achsenfäden der Heliozoen und die Bewegungen von Actinosphärium; in Sitz.-Ber. Gesellsch. naturforsch. Freunde Berlin.

1880—1882. BÜTSCHLI O., Sarkodina und Sporozoa. 1. Bd. der Protozoen in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs.

1892. — Über die sogenannten Zentralkörper der Zelle und ihre Bedeutung; in Verh. Nat. Med. Ver. Heidelberg (2), Bd. IV.

1892. Bütschli O., Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Versuche und Beobachtungen zur Lösung der Frage nach den physikalischen Bedingungen der Lebenserscheinungen. Leipzig. 234 S.

1881. Engelmann T. W., Über den faserigen Bau der kontraktilen Substanzen etc.; in Arch. Phys. Pflüger, Bd. XXV.

1869. Grenacher H., Über Actinophrys sol. Verh. phys.-med. Ges. Würzburg, N. F., Bd. I.

1869. — Bemerkungen über Acanthocystis viridis Ehrbg. sp.; in Zeitschr. wiss. Z., Bd. XIX.

1862. Haeckel E., Die Radiolarien. Berlin.

1887. — Die Radiolarien (Rhizopoda radiaria). Teil II: Grundriß einer allgemeinen Naturgeschichte der Radiolarien. Berlin.

1877. Hertwig R., Studien über Rhizopoden; in Jen. Zeit. Naturw., Bd. XI. (Über Sticholonche u. a.)

1879. — Der Organismus der Radiolarien; in Jen. Denkschr., Bd. II.

1902. Jensen P., Die Protoplasmabewegung; in Ergebn. Physiol., I. Jahrg., Abteil. II: Biophysik und Psychophysik.

1896. Lankester, Chlamydomyxa montana, n. sp., one of the Protozoa Gymnomyxa; in Quart. Journ. Micr. Sc. (N. S.), Vol. XXXIX.

1897. Penard E., Sur un Heliozoaire nageur, Myriophrys paradoxa n. g. n. sp.; in Bibl. univers. Arch. Sc. phys. et nat., Année 102 (4), T. IV.

1904. — Étude sur la Chlamydomyxa montana; in Arch. Protistenkunde, Bd. IV.

1894. Rhumbler L., Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden. II. Saccammina sphaerica M. Sars; in Zeit. wiss. Z., Bd. LVII.

1893. Sassaki C., Untersuchungen über Gymnosphaera albida, eine neue marine Heliozoe; in Jen. Zeit. Naturwiss., Bd. XXVIII.

1893. Schaudinn F., Myxotheca arenilega n. g. n. sp.; in Zeit. wiss. Z., Bd. LVII.

1894. — Über die systematische Stellung und Fortpflanzung von Hyalopus n. g. (Gromia Dujardini Schultze); in Sitz.-Ber. naturforsch. Freunde Berlin.

1894. — Camptonema nutans n. g. n. sp.; in Sitz.-Ber. kgl. preuß. Akad. Wiss. Berlin.

1895. — Untersuchungen an Foraminiferen. I. Calcituba polymorpha Roboz; in Zeit. wiss. Z., Bd. LIX.

1896. — Über das Zentralkorn der Heliozoen. Ein Beitrag zur Zentrosomenfrage; in Verh. D. Z. Gesellsch. (Bonn).

1902. Schneider K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena.

1854. Schultze M., Über den Organismus der Polythalamien, nebst Bemerkungen über die Rhizopoden im allgemeinen. Leipzig.

1863. — Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen. Leipzig.

1874. Schulze F. E., Rhizopodenstudien. I. Arch. mikr. Anat., Bd. X.

1874. — Rhizopodenstudien. II. Arch. mikr. Anat., Bd. X.

1892. Verworn M., Die Bewegung der lebendigen Substanz etc. Jena.

1896. — Der körnige Zerfall. Ein Beitrag zur Physiologie des Todes; in Arch. Phys. Pflüger, Bd. LXIII.

1896. — Untersuchungen über die polare Erregung der lebendigen Substanz durch den konstanten Strom. III. Mitt. in Arch. Phys. Pflüger, Bd. LXII.

Literatur zum 2. Abschnitt: Hyalodromen.

1869—1872. Archer W., On some freshwater Rhizopoda, new or little-known. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. IX—XII.

1886. Berthold G., Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig.
1894. Blochmann F., Kleinere Mitteilungen über Protozoen; in Biol. Zentralbl., Bd. XIV.
1878. Bütschli O., Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und einiger verwandten Organismen; in Zeit. wiss. Z., Bd. XXX.
1880—1882. — Sarcodina. Bronns Klassen und Ordnungen. Bd. I: Protozoa. Abt. I. Leipzig und Heidelberg.
1892. — Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig.
1891. Greeff R., Über den Organismus der Amöben; in Biolog. Zentralbl., Bd. XI, Nr. 19.
1891. — Über die Erdamöben; in Sitz.-Ber. Ges. Naturw. Marburg, Bd. XI.
1892. Grobben K., Zur Kenntnis des Stammbaums und des Systems der Crustaceen; in Sitz.-Ber. k. Akad. Wien, Bd. CI.
1904. — Lehrbuch der Zoologie von Claus; neu herausgegeben. Marburg.
1882. Gruber A., Beiträge zur Kenntnis der Amöben; in Zeit. wiss. Z., Bd. XXXVI.
1883. — Untersuchungen über einige Protozoen: in Zeit. wiss. Z., Bd. XXXVIII.
1885. — Studien über Amöben; in Zeit. wiss. Z., Bd. XLI.
1874. Hertwig R. und Lesser E., Über Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen. Arch. mikr. Anat., Bd. X, Suppl.
1889. Hofer B., Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Kerns auf das Protoplasma; in Jen. Zeit. Naturw., Bd. XXIV.
1905. Jennings H. S., The Movements and Reactions of Amoeba; in Biol. Zentralbl., Bd. XXV.
1902. Jensen P., Die Protoplasmabewegung; in Ergebn. Physiol. I. Jahrg., Abt. II: Biophysik und Psychophysik.
1879—1880. Korotneff A., Études sur les Rhizopodes; in Arch. Z. expér., V. VIII.
1858—1859. Lachmann (Claparède u. Lachmann), Études sur les Infusoires et les Rhizopodes. Genève.
1895. Lauterborn R., Protozoenstudien. II. Paulinella chromatophora n. g. n. sp. etc.; in Zeit. wiss. Z., Bd. LIX.
1874. Leidy J., Notice of a Remarkable Amoeba; in Proceedings Acad. nat. sc. Philadelphia, S. 142.
1879. — Freshwater Rhizopods of North America. U. St. Geolog. Survey of the Territories. Vol. XII.
1854. Lieberkühn, Über Psorospermien; in Arch. Anat. Phys.
1879. Mereschkowsky K., Studien über Protozoen des nördlichen Rußlands; in Arch. mikr. Anat., Vol. XVI.
1902. Penard E., Faune rhizopodique du bassin du Léman. Genève.
1904. — Quelques nouveaux Rhizopodes d'eau douce; in Arch. Protistenk., Vol. III, H. 3.
1900. Prowazek S., Protozoenstudien. II; in Arb. z. Instit. Wien, Bd. XII. (Angabe über Amoeba terricola auf S. 16.)
1896. Rhumbler L., Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden. III, IV und V; in Zeit. wiss. Z., Vol. LXI.
1898. — Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. I. Bewegung, Nahrungsaufnahme, Defäkation, Vakuolenpulsation und Gehäusebau bei lobosen Rhizopoden; in Arch. Entwicklungsmech., Bd. VII.
1894. Schaudinn F., Über Kernteilung mit nachfolgender Körperteilung bei Amoeba crystalligera; in Sitz.-Ber. kgl. preuß. Ak. Wiss. Berlin.
1895. — Über die Teilung der Amoeba binucleata Gruber; in Sitz.-Ber. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin.

1896. Schaudinn F., Über den Zeugungskreis von Paramoeba Eilhardi n. g. n. sp.; in Sitz.-Ber. kgl. preuß. Ak. Wiss. Berlin.
1875. Schulze F. E., Rhizopodenstudien. III; in Arch. mikr. Anat., Bd. XI.
1875. — Rhizopodenstudien. IV; in Arch. mikr. Anat., Bd. XI.
1875. — Rhizopodenstudien. V; in Arch. mikr. Anat., Bd. XI.
1859. Stein, Über Süßwasserrhizopoden; in Abhandl. k. böhm. Ges. Wiss. (5), Bd. X (1857—1859). Sektionsbericht S. 41.
1892. Verworn M., Die Bewegung der lebenden Substanz. Jena.
1863. Wallich G. C., On an undescribed Indigenous Form of Amoeba; in Ann. Mag. N. Hist. (3), Vol. 11.
1904. Zuelzer M., Beiträge zur Kenntnis von Difflugia urceolata (Carter) in Arch. Protistenkunde, Bd. IV.

Literatur zum 3. Abschnitt.

A. Infusorien.

1903. Bezzenberger E., Über Infusorien aus asiatischen Meeren; in Arch. Protistenk., Bd. III.
1881. Brandt K., Färbung lebender einzelliger Organismen; in Biol. Zentralbl., Bd. I.
1886. Brauer A., Bursaria truncatella unter Berücksichtigung anderer Heterotrichen und der Vorticellinen; in Jen. Zeit. Naturw., Bd. XIX.
1887—1889. Bütschli O., Infusoria. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. I, Abt. III. Leipzig und Heidelberg.
1892. — Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig.
1858—1861. Claparède E. et Lachmann J., Études sur les Infusoires et les Rhizopodes. Mém. Inst. Genevois, T. V, 1858; T. VI, 1859; T. VII, 1861. Auch separat. Genève.
1838. Dujardin F., Mémoire sur l'organisation des Infusoires; in Ann. Sc. nat., Vol. X.
1841. — Histoire naturelle des Zoophytes. Paris.
1878. Engelmann T. W., Zur Physiologie der kontraktilen Vakuolen der Infusionstiere; in Z. Anzeiger, Bd. I.
1880. — Zur Anatomie und Physiologie der Flimmerzellen; in Arch. gesamt. Phys. Pflüger, Bd. XXIII.
1888. Fabre-Domerque M., Recherches anatomiques et physiologiques sur les Infusoires ciliés; in Ann. Sc. Nat. (7. S.), T. V.
1904. Greeley A. W., Experiments on the Physical Structure of the Protoplasm of Paramaecium etc.; in Biol. Bull., Vol. VII, Nr. 1.
1894. Greenwood, On the constitution and mode of formation of „food vacuoles“ in Infusoria etc.; in Philos. Transact. Roy. Soc. London, Vol. CLXXXV.
1894. Greenwood M. and Saunders E. R., On the Rôle of Acid in Protozoan Digestion; in Journ. Phys. Cambridge, Vol. XVI.
1904. Jennings H. S., A Method of Demonstrating the External Discharge of the Contractile Vacuole; in Z.-Anz., Vol. XXVII, S. 656—658.
1902. Kölsch K., Untersuchungen über die Zerfließungserscheinungen der ciliaten Infusorien etc.; in Z. Jahrb., Abt. Anat., Bd. XVI.
1876. Maggi L., La mielina nella diffluenza degli Infusori; in Rendic. Ist. Lomb. Sc. Lett. (2), Vol. IX, p. 508—514.
1903. Maier H. N., Über den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien; in Arch. Protistenkunde, Bd. II.

1883. MAUPAS E., Contributions à l'étude morphologique et anatomique des Infusoires ciliés; in Arch. Z. expér. (2), T. I.
1866. NEUBAUER C., Über Myelinformen; in Arch. path. Anat. Phys., Bd. XXXVI.
1902. PENARD E., Faune rhizopodique du bassin du LÉMAN. Genf.
1904. PFEFFER W., Pflanzenphysiologie. Bd. II: Kraftwechsel. Leipzig.
1897. PROWAZEK S., Amöbenstudien; in Biol. Zentralbl., Vol. XVII.
1898. — Vitalfärbung mit Neutralrot an Protozoen; in Zeit. wiss. Z., Bd. LXIII.
1899. — Protozoenstudien; in Arbeit. z. Inst. Wien, Bd. XI. (Handelt über Bursaria und Stylonychia.)
1902. — Protozoenstudien. 3. Euplotes harpa; in Arb. z. Inst. Wien, Bd. XIV.
1894. QUINCKE G., Über freiwillige Bildung von hohlen Blasen, Schäumen und Myelinformen durch ölsaure Alkalien etc.; in Ann. Phys. Chem., Bd. LIII.
1898. RHUMBLER L., Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. I; in Arch. Entwicklungsmech., Bd. VII.
SCHMIDT O., Handbuch der vergleichenden Anatomie.
1891. SCHNEIDER K. C., Untersuchungen über die Zelle; in Arbeiten zool. Institut. Wien, Bd. IX.
1887. SCHUBERG A., Über den Bau der Bursaria truncatella; mit besonderer Berücksichtigung der protoplasmatischen Strukturen; in Morph. Jahrbuch, Bd. XII.
1891. — Zur Kenntnis des Stentor coeruleus; in Zool. Jahrb., Abt. Morph., Bd. IV.
1866. SCHWALBE G., Über die kontraktilen Behälter der Infusorien; in Arch. mikr. Anat., Bd. II.
1867. STEIN F., Der Organismus der Infusionstierchen etc. II. Abt. Leipzig.
1896. VERWORN M., Der körnige Zerfall; in Arch. ges. Phys. PFLÜGER, Bd. LXIII.
1885. VRIES H. DE, Plasmolytische Studien über die Wand der Vakuolen; in Jahrb. wiss. Bot. PRINGSHEIM, Bd. XVI.
1902. WALLENGREN H., Inanitionserscheinungen der Zelle. Untersuchungen an Protozoen; in Zeit. allg. Phys., Bd. I.
1869. WRZESNIOWSKI A., Ein Beitrag zur Anatomie der Infusorien; in Arch. mikr. Anat., Bd. V.
1877. ZELLER E., Untersuchungen über die Fortpflanzung und Entwicklung der in unsern Batrachiern schmarotzenden Opalinen; in Zeit. wiss. Z., Bd. XXIX.

B. Gregarinen.

1872. BENEDEN E. VAN, Note sur la Structure des Grégarines; in Bull. Acad. Roy. Belgique (2), Bd. XXXIII.
1880—1882. BÜTSCHLI O., Sarkodina und Sporozoa. I. Abt. des I. Bds. der Protozoen; in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs.
1902. CRAWLEY H., The Progressiv Movement of Gregarines; in Proceed. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, Vol. LIV.
1901. CUÉNOT L., Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégarines; in Arch. Biol., Bd. XVII.
1845. HENLE J., Über die Gattung Gregarina; in Arch. Anat. Phys., S. 369.
1848. KÖLLIKER A., Beiträge zur Kenntnis niederer Tiere. I. Über die Gattung Gregarina; in Zeit. wiss. Z., Bd. I.
1855. LIEBERKÜHN N., Evolution des Grégarines; in Mém. Acad. Belgique, Bd. XXVI.
1865. — Beitrag zur Kenntnis der Gregarinen; in Arch. Anat. Phys., S. 508—511.
1904. LÜHE M., Bau und Entwicklung der Gregarinen. I. Teil; in Arch. Protistenkunde, Bd. IV.

Fig. 3. *Thalassicolla nucleata.* Schnitte, mit Zeichenapparat bei $^1/_{12}$, 4. 3 *a* Filopodium, 3 *b* Gallerthülle mit Pseudopodien, 3 *c* Pseudopodienmutterboden.

Tafel II, Fig. 6—11.

Amöben und Difflugien.

Fig. 6. *Amoeba blattarum.* Ohne Zeichenapparat, nach Leben.

Fig. 7. *Mastigamoeba aspera.* Ohne Zeichenapparat, nach Leben.

Fig. 8. *Amoeba ranarum.* Ohne Zeichenapparat. *a—c* nach Leben, *d* mit Pikrinsäure konserviert.

Fig. 9. *Amoeba guttula.* Ohne Zeichenapparat, nach Leben.

Fig. 10. *Amoeba radiosa.* Ohne Zeichenapparat, nach Leben. *a—c* Süßwasserform, *d*, *e* marin.

Fig. 11. *Difflugia lobostoma.* Ohne Zeichenapparat, nach Leben.

Tafel III, Fig. 11—17.

Difflugien, Amöben, Infusorien.

Fig. 11*e*. *Difflugia lobostoma.* Ohne Zeichenapparat, nach Leben.

Fig. 12. *Difflugia acuminata.* Ohne Zeichenapparat, nach Leben. In *a* eine Vakuole an Mund gelegen.

Fig. 13. *Amoeba fluida.* Ohne Zeichenapparat. *a* nach Leben, *b* Sublimatkonservierung.

Fig. 14. *Opalina ranarum.* Mit Zeichenapparat, nach Schnitten. *a* bei Obj. 7, Ok. 4, *b—d* bei $^1/_{12}$ h. I. und Komp.-Ok. 12.

Fig. 15. *Nyctotherus cordiformis.* Mit Zeichenapparat, nach Schnitten, bei $^1/_{12}$, 4.

Fig. 16. *Balantidium entozoon.* Mit Zeichenapparat, nach Schnitten. *a* und *c* bei $^1/_{12}$, 2, *b* bei $^1/_{12}$, Komp.-Ok. 12.

Fig. 17. *Bursaria truncatella.* Mit Zeichenapparat, nach Schnitten. *a* und *b* bei $^1/_{12}$, 4, *c* bei $^1/_{12}$, K.-O. 12.

Tafel IV, Fig. 4, 5, 17—20.

Heliozoen, Infusorien, Monocystis und Cucurbita.

Fig. 4. *Actinosphaerium Eichhorni.* Mit Zeichenapparat, nach Schnitten. bei $^1/_{12}$, 4. *a*, *c* und *d* aus Ektosark, *b* Pseudopodium.

Fig. 5. *Actinophrys sol.* Ohne Zeichenapparat, nach Leben. *a* lokale Ansammlung des Hyaloms, *b* kontraktile Vakuole vor, *c* nach Pulsation.

Fig. 17 *d*. *Bursaria truncatella.* Mit Zeichenapparat, nach Schnitt, bei $^1/_{12}$, 4. Stomosark.

Fig. 18. *Stentor*, *a* und *b* *St. coeruleus*, *c* *St. polymorphus.* Mit Zeichenapparat, nach Schnitten. *a* und *b* bei $^1/_{12}$, 4, *c* bei $^1/_{12}$, K.-O. 8. Bei *b* die Pellicula mit Pigment abgehoben vom Sark. In *a* und *c* Chromatophoren eingezeichnet.

Fig. 20. *Cucurbita pepo.* Teil einer Blütenhaarzelle. Mit Zeichenapparat, nach dem Leben entworfen, genauere Ausführung nach Skizzen. Sehr starke Vergrößerung. Gezeichnet von Herrn Kasper (Universitätszeichner).



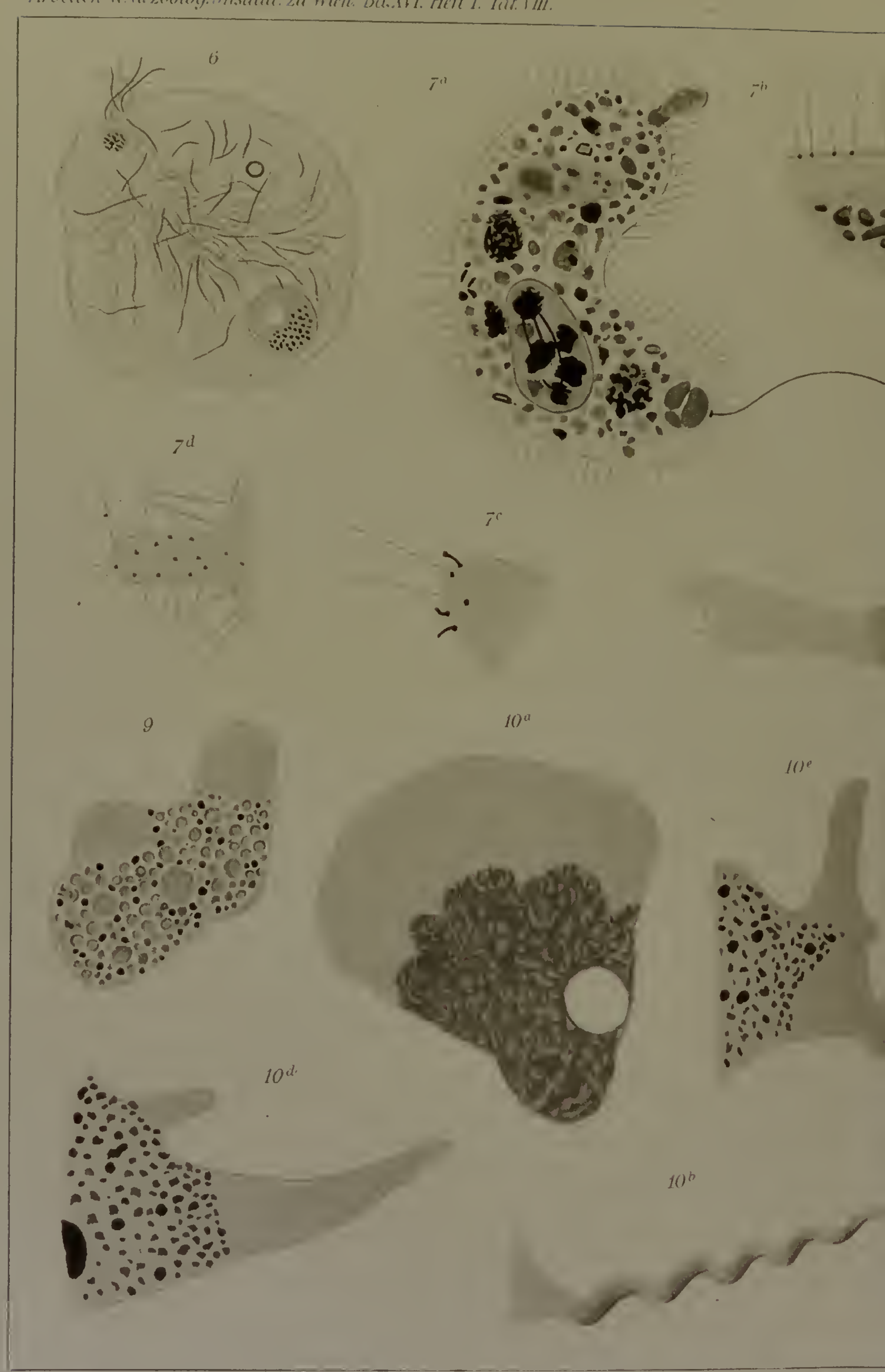
Druck von Gottlieb Gistel & Cie., Wien, III., Münzgasse 6.









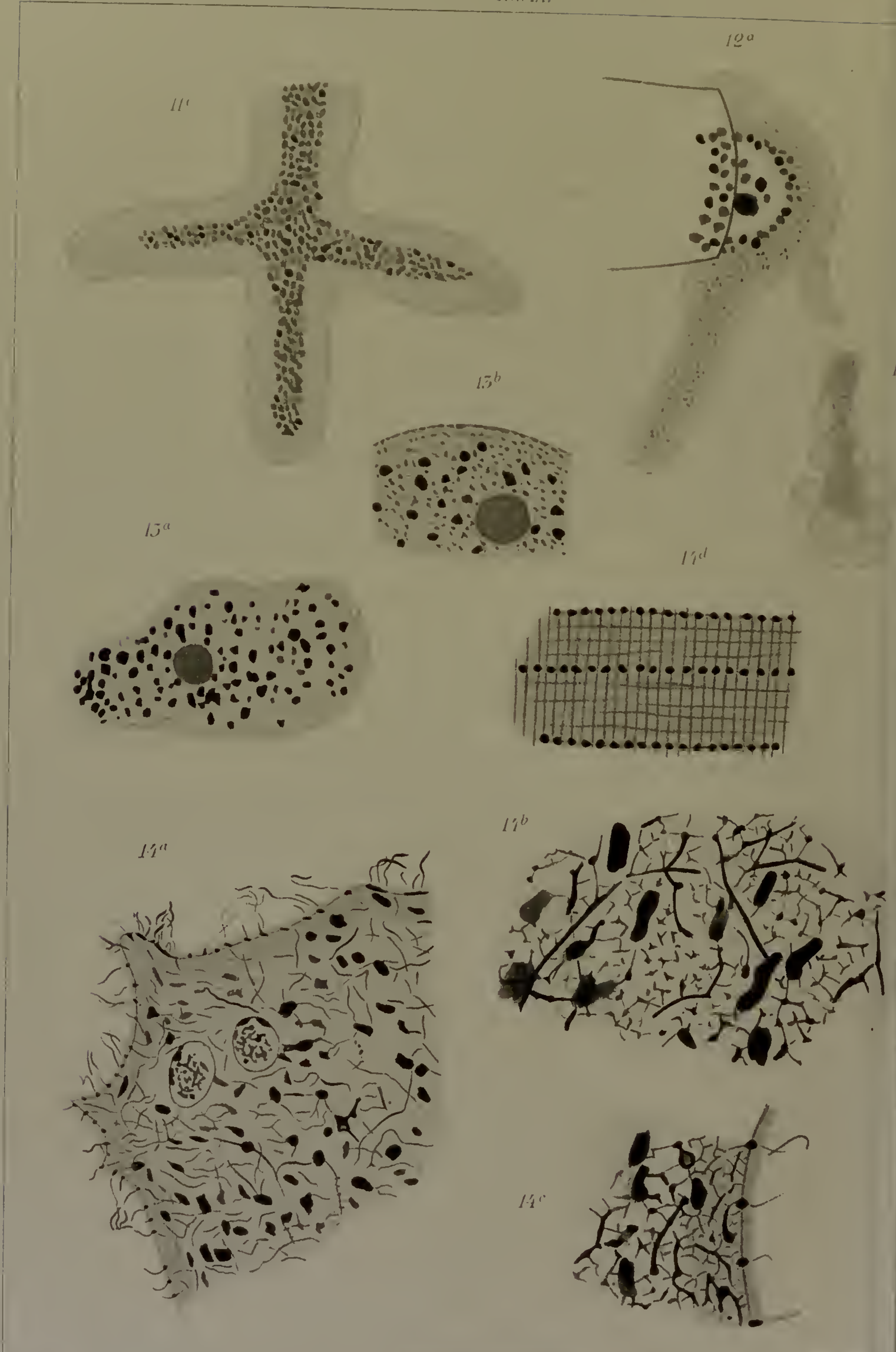


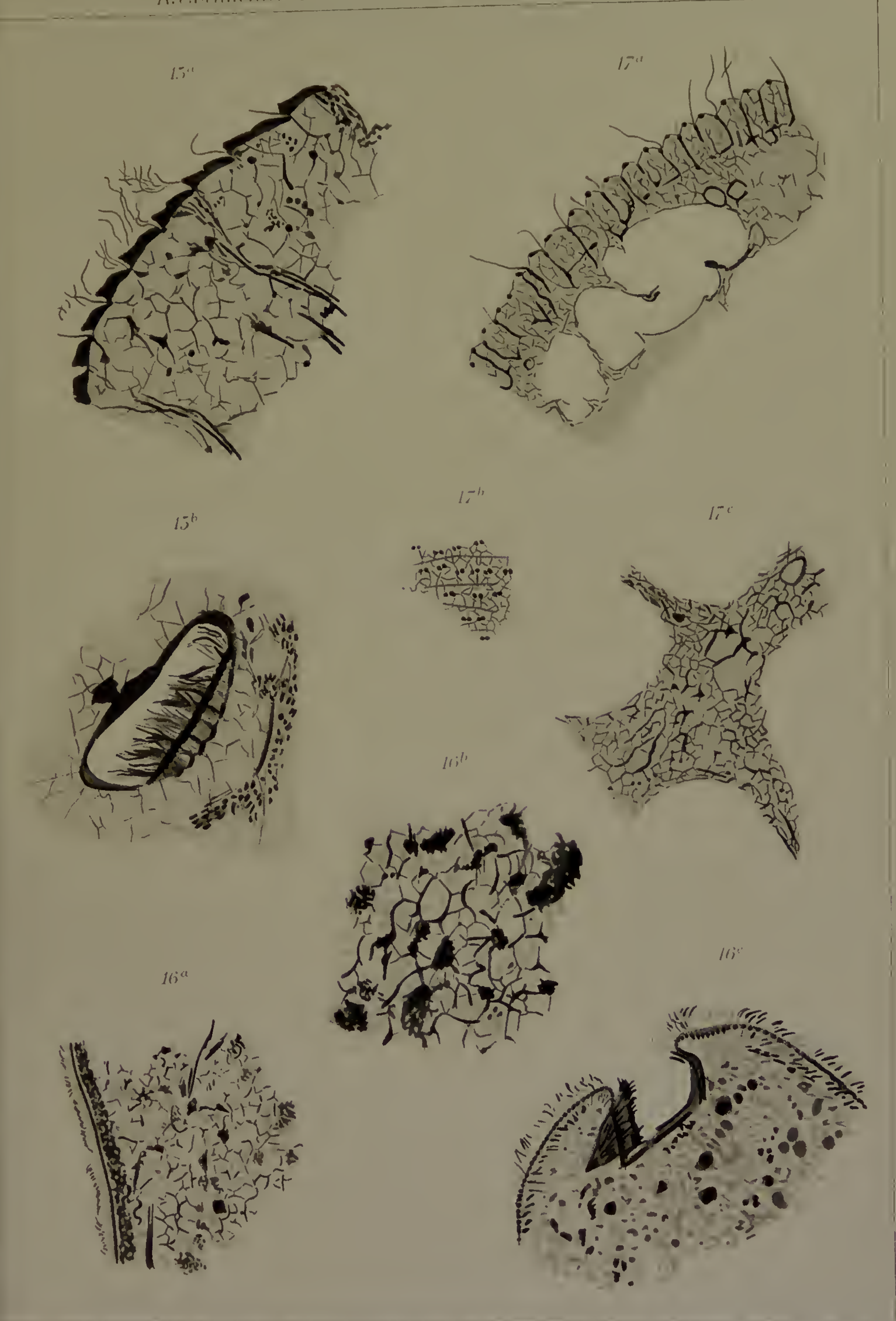
Schneider del.


7c
8a
8b
8d
8c
11b
11d
11c
11f
10c

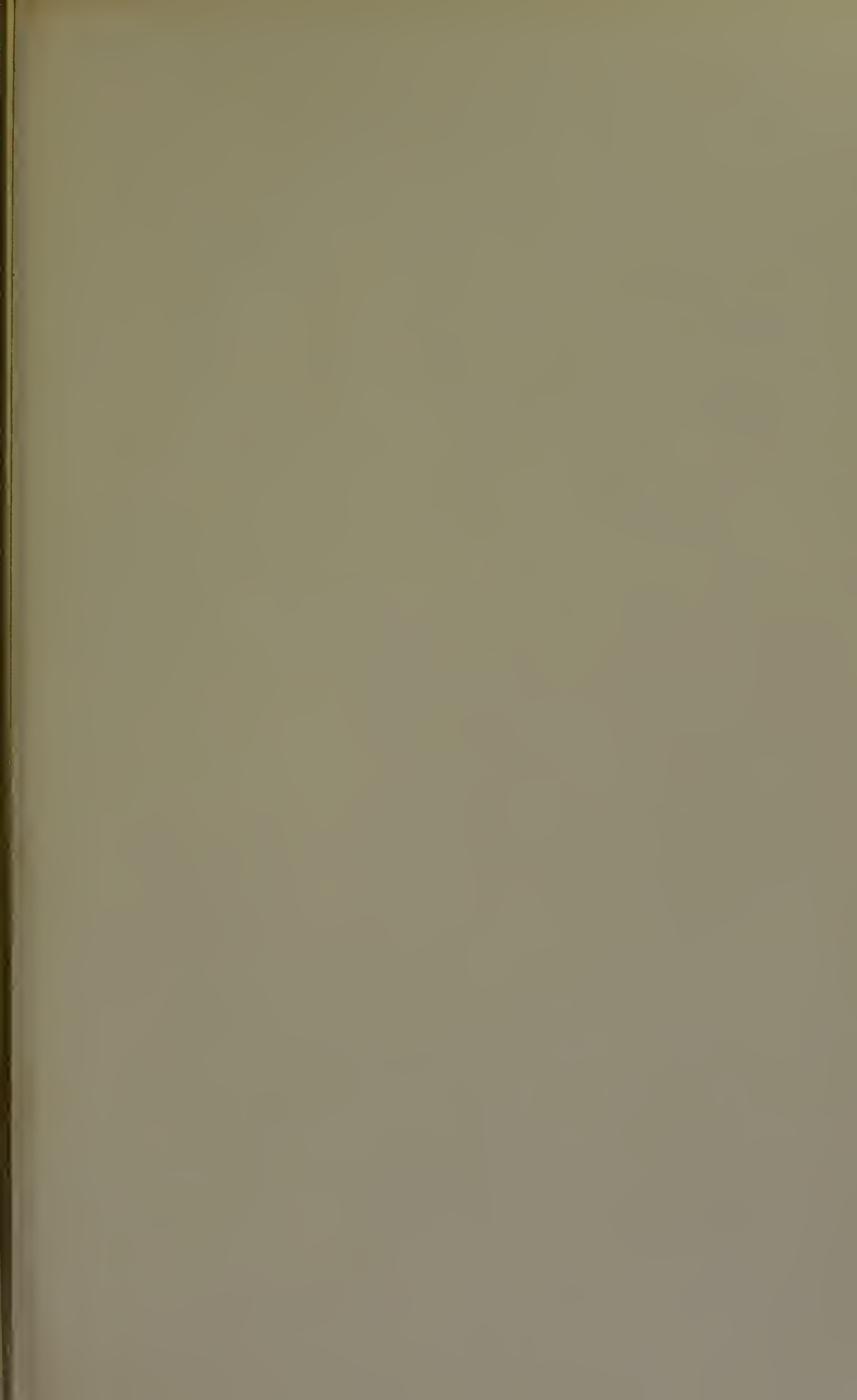


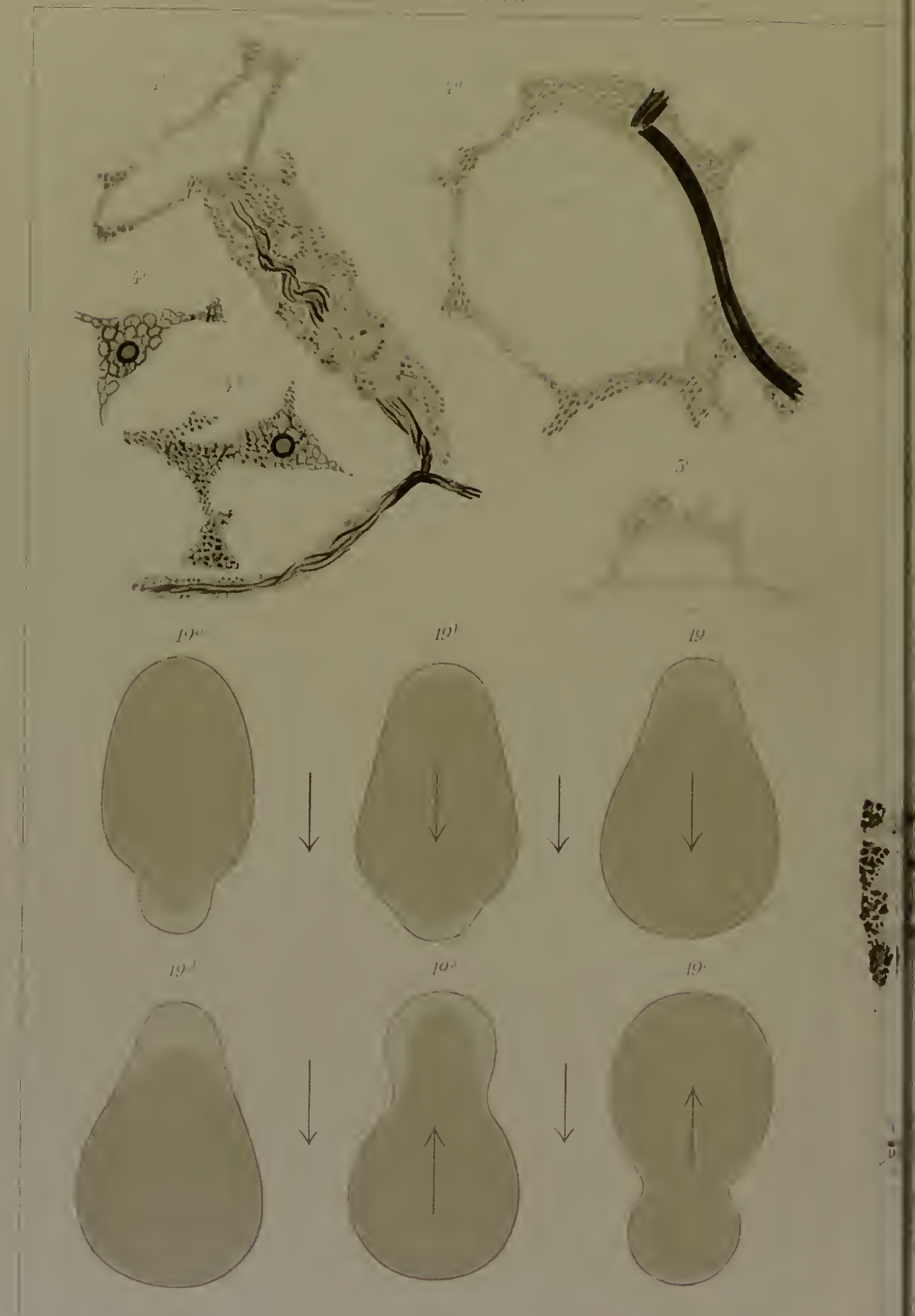



11c
12a
13b
13a
14d
14a
14b
14c

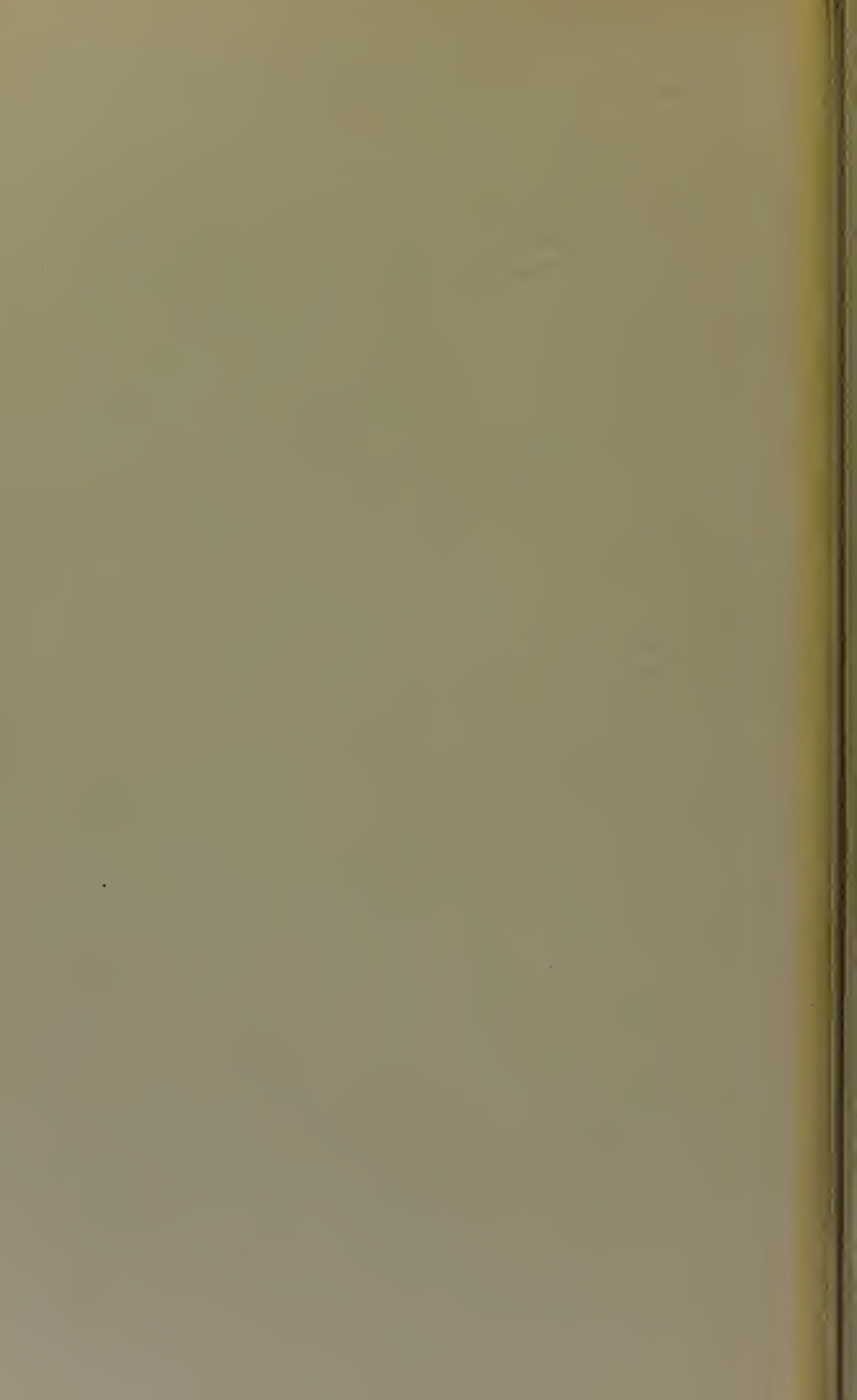

15a
17a
17b
15b
17c
16b
16a
16c

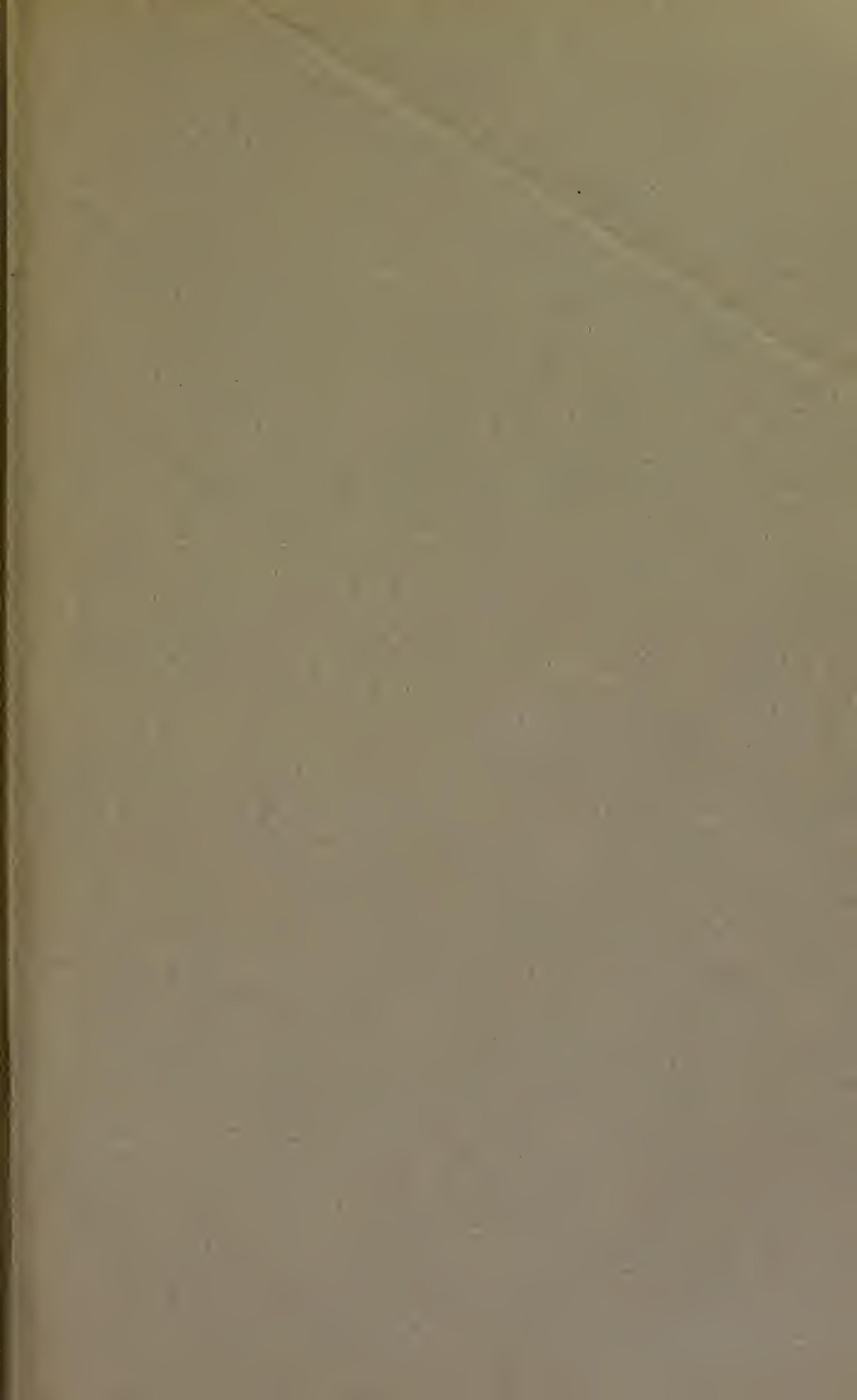







17^d
19^a
18^a
20





Dru[illegible] Gottlieb Gistel & Cie. in Wien.



